



Naturalis

Repositorio Institucional

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Fitoperifiton de un lago somero y su relación con los estados de biequilibrio

Cano, María Gabriela

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Casco, María Adela

Co-dirección: Claps, María Cristina

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

2009

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120126000977>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

**Fitoperifiton de un lago somero y su relación con
los estados de biequilibrio**

Autor: Lic. Cano, María Gabriela

Director: Dra. Casco, María Adela

Co-director: Dra. Claps, María Cristina

Septiembre de 2008

Portada: "Epifiton arquitectónico". Revestimiento, calado en yeso con motivos naturales. Foto: Helder Gonçalves Antúnez. *Alcázar de Sevilla*, Sevilla, España. Mayo 2008.

**A Emma, Isabel
y el abuelo Moi**

*Si para recobrar lo recobrado,
debí perder primero lo perdido.
Si para conseguir lo conseguido,
tuve que soportar lo soportado.
Si para estar ahora enamorado,
fue menester haber estado herido,
tengo por bien sufrido lo sufrido,
tengo por bien llorado lo llorado.*

*Porque después de todo he comprobado,
que no se goza bien de lo gozado,
sino después de haberlo padecido.*

*Porque después de todo he comprendido,
que lo que el árbol tiene de florido,
vive de lo que tiene sepultado.*

Francisco Luis Bernárdez

Agradecimientos

Mi más sincero agradecimiento a todas aquellas personas que han hecho posible la realización de este trabajo.

A mis directores: **Dra. María Adela Casco y Dra. María Cristina Claps**, por guiarme, aconsejarme, enseñarme y ayudarme a crecer en lo profesional y personal, por integrarme al mundo de la investigación, incentivándome a publicar y presentar trabajos en congresos y jornadas. Gracias.

Gracias MAC por tu inacabable paciencia con mis múltiples y extensos manuscritos, con mis idas y venidas, con las ideas que no se terminaban de redondear, con mis comas y mis puntos mal colocados y hasta con mis menoscabos. Gracias por las mil y una oportunidades que me brindaste en mi camino, por todo el apoyo recibido, pero sobre todo por creer en mí en todo momento.

Gracias Cristina por brindarme los medios para trabajar para hacer esta tesis, por la paciente corrección de mis borradores, por la visión práctica y concreta con la que influenciaste mi trabajo.

A mis directores y compañeros del Museo, el ILPLA y de la Universidad de Sevilla, a los cuales considero una segunda familia. Agradezco especialmente:

A Julia Toja (autorreconocida como mi abuela académica) por brindarme la oportunidad de conocer su país, de trabajar en temas nuevos, de escribir la tesis aún en horas de trabajo y hasta de alimentarme y cobijarme en su casa. Gracias por corregir cada coma del escrito. Sin su ayuda seguramente no hubiera podido terminar.

Al Dr. Guarrera que me enseñó que la capacidad de asombro no se pierde con los años.

A Néstor Gabellone por darme la oportunidad de participar en los proyectos de investigación y brindarme los medios necesarios para trabajar en ellos.

A Eli, Inés, Lía y Hernán, los que considero como a mis hermanos académicos mayores, y **a Ana y Majo**, mis hermanas académicas menores. Gracias por los consejos, su ayuda y colaboración en cuestiones laborales y hogareñas, el cuidado de mis animales, las horas de distracción y de excelente compañía.

A Silvia, Eugenia, Ricardo, José María, Andrés y Laura Scafati, que “inundaron” con conocimiento mis “lagunas” de ignorancia. Gracias por ser mis guías en este largo camino.

A mis compañeros de cátedra y de “La vida en las lagunas”: Andrea, Anabel, el Tata, Vilma, Nati, Silva, Lore y Graciana. Gracias por tanto compañerismo y gusto por el trabajo bien hecho.

A Laura Serrano por sus consejos y conocimientos de estadística y de ecología. Las pequeñas charlas mantenidas sirvieron para darle una nueva perspectiva a esta tesis. Gracias por brindarme ánimos en los momentos culminantes antes de terminar.

A mis compañeros del ILPLA, Gonzalo y Martín, por su colaboración y ayuda en los trabajos de campo y el laboratorio.

A los amigos de la universidad: Mario Saparrat, Eugenia González Ibáñez, la troupe colombiana: Yasmín, Marcela, Diana y John Jairo Ramírez; la troupe sevillana: Gonzalo, Eli, Ramoni, Raquel, Inma, Cristina, Sara, Jesús, David y Patricio. Gracias por los consejos y los buenos momentos compartidos relacionados o no con el trabajo.

Al Sr. Martínez Leanes por permitirnos realizar esta investigación en su propiedad.

A la Dra. Nuncia Tur por la ayuda recibida en la identificación de macrófitas.

A CONICET y a la Universidad de La Plata por haber subvencionado este trabajo a través del otorgamiento de becas y subsidios.

Finalmente mis agradecimientos más que especiales para mi familia.

A mis padres. Gracias no sólo por darme la vida, sino por darme esta vida. Gracias por apoyarme en las buenas y en las malas, que fueron muchas de ambas. Por los alfajores, el dulce de leche y las llamadas internacionales al móvil que alimentaron mis horas de trabajo en Sevilla, fueron regalos muy preciados en los últimos meses de redacción.

A mi hermana, Mary, por apoyarme en la utopía de trabajar en lo que a uno le gusta, por su complicidad y protección. Por la frase que alguna vez me enseñó: “*you must not fear, fear is the mind killer*”, que me anima en los momentos difíciles y que llevo calada hasta los huesos.

A mis tías esotéricas, Silvia y Marta que me enseñaron las cosas que existían más allá de la ciencia, que no es poco.

A mi primo Lucas y mi cuñado Agus, por su apoyo en esta “escasamente” entendible empresa.

A mis amigas, Silvi y a Mari por ser mis incansables orejas en la “vida real”, por sus consejos y por estar siempre al otro lado del teléfono. **A Pablo** por esa amistad tan particular.

A Pili por enseñarme biología con el Discovery Channel y por tenerme tanta paciencia como ahijada.

A las muchas personas que me crucé a lo largo de estos años, las cuales me aportaron invalores consejos y ejemplos de vida: Arantza, Pepi y Cali, Maga, Marisel y José Luis, Andrea, Ceci, Mana, Bárbara Fonseca, Ceci Calvo y Laura Sebastián, los Sampietro, los Catalano, los Pessaq, los Igareta x2, Marita y Alfredo, los Bazó, Alicia, los Sánchez y Marcelo Chimienti.

A Camila, Sophie, Tisha, Blas, Ricardo y Darío, por su compañía incondicional durante largas horas de escritura.

Finalmente mis agradecimientos **a troupe de “Conexión Flamenco”**, Fabio, Marianna, Edgar, Majo, Diana y Rocío, que junto con la **troupe italiano-portuguesa**, Helder, Tiziano e Hilaria, han enriquecido y alegrado mi vida en el último tramo de escritura en Sevilla.

¡Y por último, mi más sincero “gracias” a la tesis, por dejarse escribir de una buena vez!

RESUMEN

El rol de las comunidades relacionadas a un sustrato como componentes fundamentales dentro de un sistema acuático ha sido reconocido por varios autores. A pesar de la importancia dada al perifiton en lagos someros, su inclusión dentro de diferentes modelos ecológicos ha sido inusual. Phillips *et al.* (1978) son los primeros en considerar al epifiton como un mecanismo interno en el pasaje de un estado de aguas transparentes a otro más turbio. En contraste, Scheffer *et al.* (1993), proponen la Hipótesis de Estados de Equilibrio Alternativos (HEEA) que considera que un lago somero puede alternar entre dos estados, uno de Aguas Claras, (estabilizado por la presencia de macrófitas sumergidas) y otro de Aguas Turbias (estabilizado por la elevada biomasa de fitoplancton), no tomando en consideración a las comunidades perifíticas. Sólo el marco conceptual propuesto por Goldsborough y Robinson (1996, modelo G&R) da nuevamente relevancia al epifiton, incluyendo al epipelon, al metafiton y al fitoplancton dentro de un modelo ecológico, discriminando cuatro estados de acuerdo a la dominancia en la biomasa algal total de alguna de estas taxocenosis.

En las lagunas pampeanas se han realizado algunos análisis de la dinámica de los sistemas en el marco de la HEEA. Por otro lado, el conocimiento acerca de las comunidades perifíticas y bentónicas todavía es escaso. Se propone como hipótesis que el fitoperifiton variará de acuerdo a la ocurrencia de los diferentes estados en la laguna (según HEEA), interrelacionándose al mismo tiempo con el fitobenton y el fitoplancton. Por otro lado, también se considera la posibilidad de que tanto los ensambles fitoperifíticos como fitobentónicos sean mecanismos internos en el pasaje o en la estabilización de un estado. Por último, se valora la importancia del fitoperifiton en cuanto a sus aportes a la biomasa algal total en el marco del modelo G&R, realizando comparaciones con los resultados obtenidos en el caso de la HEEA. Los objetivos generales de esta investigación son: obtener información acerca de la dinámica y estructura del fitoperifiton y su relación con factores ambientales así como, también, acerca de sus interrelaciones con el fitobenton y el fitoplancton en una laguna pampeana; y analizar su dinámica en el marco de la HEEA y del modelo G&R valorando los aportes del fitoperifiton a la biomasa algal total.

El estudio se realizó en la laguna Lacombe comprendida en el Grupo Marginal de lagunas en la región pericostera de la Provincia de Buenos Aires. Los muestreos se realizaron desde julio 2001 a junio 2002 en cuatro sitios de acuerdo a su grado de exposición a las variables ambientales y la presencia de macrófitas: Juncas (JP y JC); sitios de Aguas Libres con o sin macrófitas sumergidas durante la época de crecimiento (ALe y ALr). Los sitios J y ALe representan, puntos de mayor profundidad

y ALr un sitio cercano a la orilla. Siguiendo un perfil vertical (con excepción del sitio cercano a la orilla, ALr) se midieron variables ambientales *in situ* y se tomaron muestras de agua para realizar análisis químicos del agua y la identificación y la cuantificación del plancton. En el caso del fitoperifiton se tomaron muestras de epifitos sobre junco (epifiton) también en un perfil vertical y en los 25 cm apicales del tallo de plantas sumergidas. El benton (epipelon) fue muestreado con un corer, extrayendo muestras también para realizar análisis químicos de los sedimentos. En el campo también se evaluaron las dinámicas de los sustratos vegetales.

En el laboratorio se midieron las concentraciones de nutrientes algales, de los ocho iones principales, de los polifenoles solubles así como también la reserva alcalina y la dureza total. Las muestras de fitoplancton, epifiton y epipelon fueron tratadas para la estimación de clorofila *a* activa y feopigmentos, y la identificación y cuantificación de organismos según métodos estandarizados y propios.

En principio, **se analizaron las variables bióticas y abióticas para determinar la ocurrencia de estados de equilibrio en la laguna.** Tres eventos principales de perturbación ocurrieron durante el período de estudio: las precipitaciones en agosto, octubre y marzo. Todas ellas involucraron aumentos del nivel hidrométrico y disminuciones en la conductividad. En los dos primeros, especialmente en octubre, se produjo la entrada de nutrientes por escorrentía, en tanto que en marzo el aporte de agua resultó en la dilución de los mismos. Por otro lado, las condiciones lumínicas mejoraron especialmente a partir de octubre, lo que se relacionó con el desarrollo de manchones de macrófitas sumergidas y una menor densidad y composición diferente del fitoplancton. Esto último se produjo por los efectos de dilución de la entrada de agua, el sombreado de las plantas acuáticas y por el pastoreo de cladóceros. El evento de marzo involucró también un mejoramiento de las condiciones de luz en la columna de agua pero, paralelamente, determinó la retracción de los manchones de macrófitas sumergidas hasta zonas más cercanas a la orilla. En el fitoplancton se operaron cambios en la composición específica. La evaluación estadística de estos hechos junto con el análisis de las características de permanencia, resiliencia y resistencia de las taxocenosis dominantes condujeron a interpretar que durante el período de estudio se establecen dos estados de equilibrio según la HEEA. Durante los tres primeros meses se desarrolló un estado de aguas turbias definido por la dominancia del fitoplancton con el predominio de una oscilatoria, menor transparencia y concentraciones de nutrientes relativamente más elevadas. En octubre y noviembre se produjo el pasaje entre estados, considerándose a estos meses como transicionales. De diciembre hasta el final del estudio, se desarrolló un estado de aguas claras definido por la presencia de manchones de macrófitas, mayor

transparencia del agua y menores concentraciones de nutrientes. Finalmente, de marzo hasta mayo, dada la retracción de los manchones de macrófitas sumergidas, se puede interpretar que ocurrió una oscilación del sistema alrededor de un estado de aguas claras o, dados los cambios operados en el plancton, un tercer estado “*mixed phytoplankton*”. Se evidenció que los estados establecidos podrían ser alternativos.

Seguidamente **se analizaron la estructura y dinámica del fitoperifiton sobre junco y las macrófitas sumergidas**. Las variaciones espaciales verticales y temporales en la dinámica del perifiton sobre junco resultaron más marcadas que las espaciales horizontales (entre sitios). Estas variaciones implicaron una menor biomasa y una fisonomía más simple durante la fase de aguas turbias y a lo largo del perfil vertical en todas las fechas. Relacionado con el incremento de la luz en la columna de agua y por la entrada de nutrientes en octubre, la biomasa epifítica aumentó, impulsada por las especies características de la fase turbia. Sin embargo, a partir de ese mes se dió un cambio estructural, generado por el pastoreo pero, también, por la modificación en las relaciones entre los componentes de la taxocenosis (autosombreado y menor disponibilidad de sustrato libre) que desembocó en el establecimiento de los ensambles característicos de la fase clara. Durante los tres primeros meses el predominio de diatomeas pedunculadas conformó una comunidad uniestrato, resistente a una menor disponibilidad de la luz y resiliente frente a las perturbaciones de agosto. De diciembre a febrero se desarrolló un ensamble donde predominan las especies de *Spirogyra* formando un estrato superior, las de *Oedogonium* en un estrato medio y las diatomeas en un estrato inferior. Estos ensambles presentaron mecanismos de estabilización dados por los talos de la zignematal (sombreado, inhibición del crecimiento de epifitos secundarios), considerándose resilientes frente a las perturbaciones de marzo (desarrollo de los ensambles en sitios previamente no colonizados). En función de las características de permanencia, resistencia y resiliencia, se diferenciaron dos estados en el fitoperifiton de junco: ensambles de fase turbia y ensambles de fase clara. Este patrón temporal se hizo menos marcado en profundidad y aparece en forma retrasada en el tiempo. Los datos habrían indicado la posibilidad de que ambos estados fuesen alternativos.

El fitoperifiton sobre macrófitas sumergidas presentó variaciones definidas en el sentido espacial horizontal (mayor biomasa en sitios más profundos) pero no se detectó un patrón temporal, similar al del perifiton sobre junco, dada la gran variabilidad de los datos obtenidos.

En el apartado siguiente **se analizaron la estructura y dinámica del fitobenton**. Se estableció que las variaciones entre sitios de muestreo fueron más marcadas que las temporales. Los ensambles epipélicos presentaron en general una

composición escasamente variable a lo largo del tiempo relacionándose principalmente con la disponibilidad de luz. Ésta fue escasa durante todo el período de estudio por lo que las condiciones de crecimiento para las algas bénticas no fueron favorables, aún con los cambios de estado en la laguna. El análisis del material en función de su origen evidenció las influencias que esta comunidad recibe desde otros ensambles, siendo un sitio de refugio para organismos alóctonos durante épocas desfavorables. También se evidenció la escasa variabilidad de la fracción epipélica propiamente dicha durante todo el período de estudio. Así, se considera que esta taxocenosis se mantuvo en un solo estado, ajena al pasaje de estado en la laguna, principalmente resistiendo la falta de luz y la inestabilidad de los sedimentos.

Posteriormente, **se evaluó primeramente el papel del fitoperifiton y, en forma complementaria, el del fitobenton como impulsores del pasaje de estados o como estabilizadores de los mismos en la laguna.** El efecto de sombreado del fitoperifiton sobre macrófitas sumergidas probablemente fue contrarrestado por la producción de nuevas ramificaciones de las macrófitas y por alelopatía. Las evidencias señalaron que su rol como secuestradores de nutrientes disponibles para el fitoplancton fue menor en este caso, dado que éste último se halla perturbado por otros factores más que por la competencia con el epifiton. Las evidencias señalaron al epipelon como simiente de especies del epifiton y del fitoplancton tanto pertenecientes a la fase turbia como a la clara. En cambio, los resultados no avalaron su rol como estabilizador de los sedimentos. Al contrario, podría ser una perturbación de éstos.

A continuación, **se examinaron las contribuciones de las taxocenosis a la biomasa algal total en el marco del modelo G&R.** También se realizó la **comparación de los resultados con aquellos obtenidos a partir de la HEEA.** Se consideró la ocurrencia de un estado *Lake State* congruente con la fase turbia en la laguna, un estado *Open State* congruente con la fase clara y estados locales *Dry State* en ALr tanto en la fase turbia (julio) como en la clara (marzo-abril). Se destacó la substancial contribución del epifiton sobre macrófitas sumergidas. También, se subrayó la importancia de discriminar, en relación con el epipelon, los aportes de cada una de las taxocenosis cuando se evalúan las contribuciones a la biomasa algal total.

Finalmente, **se ofreció una interpretación basada sobre la dinámica de las taxocenosis algales considerando elementos de la HEEA y del modelo G&R.**

En conclusión, el fitoperifiton en las lagunas pampeanas fue fuertemente influido por los factores que determinan los estados de equilibrio, respondiendo al cambio de los mismos con la modificación en su estructura interna. Ésta se alteró gradualmente con la profundidad, quedando estos cambios más completamente explicados a través de la comparación con la dinámica del fitobenton. Además de los posibles roles que

podría desempeñar como mecanismo interno de pasaje o como estabilizador de estados en situaciones diferentes a las halladas en Lacombe, su importancia en el contexto del sistema se manifiesta en el gran aporte que realiza a la biomasa algal total, constituyendo el compartimiento dominante en los estados de aguas claras.

ABSTRACT

The role of communities associated to a substrate as fundamental components of an aquatic system has been recognized by many authors. Although periphyton has been considered of great importance in shallow lakes, its inclusion in different ecological models has been unusual. Phillips *et al.* (1978) were the first in considering epiphyton as an internal mechanism leading the system to a change in its state from greater water transparency to more turbid conditions. In contrast, Scheffer *et al.* (1993) proposed the Alternative Equilibria Hypothesis (AEH), which considers that a shallow lake can alternate between two states, a Clear Water State (stabilized by the presence of submerged macrophytes) and a Turbid Water State (stabilized by an elevated phytoplankton biomass), excluding in this scheme the periphytic communities. Later only the conceptual model coined by Goldsborough and Robinson (1996, G&R model) emphasizes again the importance of epiphyton as well as that of epipelton and metaphyton by establishing the possibility of occurrence of four states according to the contributions to the total algal biomass of each of the algal taxocenosis.

Some analysis of the system's dynamics have been performed in pampean lakes in the context of the AEH. On the other hand, knowledge regarding periphytic and benthic communities is still poor. We propose as an hypothesis that phytoperiphyton will respond to the occurrence of different equilibria states, displaying, at the same time, strong interrelationships with the phytobenthos as well as with the phytoplankton. On the other hand, we consider the possibility that the phytoperiphytic and phytobenthic assemblages may function as internal mechanisms both, as state change or as state stability factors. Finally, we assess the importance of phytoperiphyton as regards its contributions to the total algal biomass in the context of the G&R model, comparing then the results with those obtained in the case of the AEH. The general objectives of the present investigation are to gather information about the structure and dynamics of the phytoperiphyton and its relationships with environmental factors as well as with the phytobenthon and phytoplankton in a pampean shallow lake; and to analyze phytoperiphytic dynamics under the AEH and the G&R model contexts, evaluating periphytic contributions to the total algal biomass.

This investigation was carried out in an seepage shallow lake, Lacombe Lake, which is included in the "Grupo Marginal de lagunas" group in the pericoastal region of Provincia de Buenos Aires. Sampling was performed from July 2001 to June 2002 at four sites according to their exposure to environmental factors and the presence of macrophytes: bulrush beds, (JP and JC); and sites devoided of emergent vegetation but with stands of submerged macrophytes during the growing season (ALe and ALr).

J sites and ALe were also representative of deeper zones and ALr of a site near the shore. Environmental variables were measured *in situ* and water samples were collected for chemical analysis and for plankton identification and quantification, following a vertical profile (excepting in ALr). In the case of phytoperiphyton, bulrush epiphyte samples (epiphyton) were taken following a vertical profile and those of submerged macrophytes were collected from the first 25 cm of the stems. Benthon (epipelon) was sampled using a corer. Aliquots for chemical analysis were also extracted from those samples. Vegetal substrate dynamics was also evaluated during sampling.

At the laboratory, concentrations of algal nutrients, of the eight principal ions and of soluble polyphenols, as well as alkalinity and total hardness were measured. Phytoplanktonic, epiphytic and epipelagic samples were treated for active *a* chlorophyll and pheopigment determinations. Organism identification and quantification were made according to standardized and own developed methods.

First, variations in biotic and abiotic variables were analyzed for the determination of different equilibrium states occurrence. Three perturbation events were registered: precipitations in August, October and March. All of them involved water level increases and conductivity diminutions. Especially in the first two events, nutrient input from runoff was observed; meanwhile in March the input of water determined the dilution in nutrients concentrations. On the other hand, light conditions improved, particularly from October onwards, when stands of submerged macrophytes developed and a decrease of phytoplankton density and a change in its specific composition was detected. The latter being generated by the dilution effects of water input, the shading of the aquatic plants and algal consumption by cladocerans. March event also involved an improvement of light underwater climate but the increase in the water level affected macrophyte stands which mainly withdrew to the shallowest zones. As regards phytoplankton, changes in the specific composition were recorded again. The statistic evaluation of these facts in conjunction with the analysis of permanence, resiliency and resistance properties of the dominating taxocenosis leads to interpret in the context of the AEH that two equilibria states occurred in the shallow lake. During the first three months a Turbid Water State developed, given by the phytoplankton domination given by an oscillatorial cyanophyte, minor transparency and relatively higher nutrient concentrations. In October and November the passage between states occurred, thus considering these months as transitional. From December onwards a Clear Water State established given by extended development of stands of submerged macrophytes, greater water transparency and minor nutrient concentrations. Finally, from March to May, given the submerged macrophyte

withdrawal to shallowest sectors it can be interpreted that the system oscillated around a clear water state, or else, taking into account changes in the planktonic community, it is suggested that a third different state established, the “mixed phytoplankton” state. It is also suggested that states developed in Lacombe could be alternative.

Next, **the structure and dynamics of phytoperiphyton on bulrush and submerged macrophytes was analyzed.** Vertical spatial and temporal variations of bulrush epiphyton showed to be more important than differences between sites. These variations involved smaller biomass values and a simpler physiognomy during turbid water phase and along the vertical gradient in all sampling occasions. In October, related to better light underwater conditions and the nutrient input, epiphytic biomass increased, principally promoted by species typical of the turbid phase. Nonetheless, a structural change started in this month, driven by herbivores but also by the modification of internal relationships between members of the same taxocenosis (shading and less bare substrate to be colonized). This resulted in the establishment of the characteristic assemblages of the clear water phase. During the first three months domination by stalked diatoms structured the community in a unique stratum, resistant to the less favourable light conditions and resilient to August perturbations. From December onwards *Spirogyra* species dominated, constituting the upper stratum, followed by *Oedogonium* species in the middle stratum and diatoms in the lower one. These assemblages were stabilized by mechanisms mainly displayed by the zignematalean taxon (shading, epifitism inhibition), allowing to considerer that they were resilient to March perturbation event (*de novo* establishment on non previously colonized surfaces). In face of the permanence, resistance and resilience properties showed by the taxocenosis, two different states of bulrush phytoperiphyton are considered: turbid water and clear water assemblages. This temporal pattern appeared less well delimited with depth and showed up later in time. Epiphyton data suggested that both states could be alternative.

Differences between sites could be observed in respect to phytoperiphyton growing on submerged macrophytes, but the same temporal pattern showed by bulrush periphyton couldn't be detected due to a great variability in the data gathered.

In the next section, **the analysis of the structure and dynamics of the phytobenton** was carried out. It was showed that differences between the deepest sampling points and the shallowest site were greater than temporal ones. The composition of the assemblages was scarcely variable in time. The taxocenosis was principally related to the poor light conditions recorded on the sediment surface throughout the entire sampling period, even during the clear water phase. The examination of the specific composition in function of its origin evidenced the influence

that the epipelon receives from other taxocenosis, constituting a refuge site for allochthonous taxa during unfavourable situations. The scarce variability of the epipellic fraction is also showed. In this way, it is considered that the taxocenosis maintained itself in only one state, indifferent to state changes in the lake and principally resisting the darkness and bearing to live in the unstable sediments.

Subsequently, **first the roles of the phytoperiphyton and complementary those of phytobenton, as state change or state stability agents were evaluated.** The harmful effect of the phytoperiphyton on submerged macrophytes was probably counteracted by plant ramification production and allelopathy. The evidence suggested that its role as nutrient sequestrator is of minor importance in this case, due to other factors that might have disturbed phytoplankton more intensely than competition with phytoperiphyton. Much evidence supported the role of phytobenton as a source of epiphytic and planktonic species belonging either to turbid and clear water state assemblages. The results did not support the hypothesis that phytobenton may play a role as a sediment-stabilizing factor. On the contrary, it may be perturbing agent.

Next, **an analysis of the contributions of each community to the total algal biomass in the context of the G&R model was performed. Comparisons with AEH results were also carried out.** This led to the consideration of the occurrence of the following states in Lacombe Lake: a Lake State consistent with the Turbid Water phase, an Open State consistent with the Clear Water phase and local Dry States in ALr site occurred both during the turbid water phase (July) or the clear water situation (March-April). The substantial contribution of epiphyton especially, that growing on submerged macrophytes, is emphasized. The importance of the discrimination of different fractions of epipelon material according to its origin when evaluating the contributions of each community to total algal biomass is also highlighted.

Finally, **a new interpretation is presented based on algal taxocenosis dynamics, which incorporates elements from both, the AEH and the G&R model.**

In conclusion, phytoperiphyton in this pampean shallow lake is strongly affected by the factors that determine the establishment or passage from one equilibrium state to another. These assemblages respond to changes through modifications in their own internal structure. These structures gradually alter with depth, remaining these changes more fully explained by the comparison with phytobenton dynamics. Besides the possible roles that the taxocenosis might undertake as an internal mechanism in the change or stabilization of systems states in different situations other than those encountered during this study, epiphyton importance in the systems context, is principally evidenced by the great contribution that these taxocenosis make to the total algal biomass, constituting the dominant compartment during clear water states.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN

ABSTRACT

INTRODUCCIÓN.....1

Hipótesis.....5

Objetivos.....7

ÁREA DE ESTUDIO.....9

MATERIAL Y MÉTODOS

Sítios de muestreo.....16

Variables climáticas.....21

Variables físicas y químicas del agua y los sedimentos
- Variables físicas y químicas del agua.....21
- Variables físicas y químicas de los sedimentos.....23

Ensamblajes algales
- Conceptos utilizados en el presente trabajo24
- Epifiton sobre Schoenoplectus californicus (C.A. Mey.) Sójak.....26
- Epifiton sobre macrófitas sumergidas.....31
- Epipelon.....33
- Plancton.....35

Evaluación de los sustratos vivos: macrófitas emergentes y sumergidas
- Macrófitas emergentes: Schoenoplectus californicus (C.A. Mey.) Sójak.....35
- Macrófitas sumergidas.....36

Análisis estadístico de los datos.....37

Otras metodologías utilizadas en la realización de esta tesis.....39

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

ESTADOS DE EQUILIBRIO ALTERNATIVOS EN LA LAGUNA LACOMBE

Introducción.....40

Resultados

Descripción de las condiciones hidrometeorológicas y factores físicos y químicos del agua.

- Condiciones hidrometeorológicas.....	41
- Características físicas y químicas del agua.....	42
<i>Variables bióticas: dinámica de las poblaciones de macrófitas sumergidas y del fitoplancton</i>	
- Macrófitas sumergidas.....	51
- Fitoplancton.....	52
<i>Variación espacial y temporal de las características físico-químicas del agua, la biomasa de macrófitas sumergidas y del fitoplancton</i>	
- Variación espacial.....	57
- Variación temporal.....	58
<i>Fases contrastantes en la laguna Lacombe.....</i>	62
<u>Discusión</u>	
<i>La laguna Lacombe: similitudes y diferencias con otras lagunas pampeanas.....</i>	64
<i>¿Se pueden considerar a las fases observadas, estados alternativos?.....</i>	68
<i>Estacionalidad y pasaje de fase en la laguna Lacombe.....</i>	73
<i>Perturbaciones y el pasaje de la fase turbia a la clara en la laguna Lacombe.....</i>	74
<i>Interpretación de las fases y perturbaciones ocurridas en Lacombe.....</i>	76
 EL EPIFITON Y SU RELACIÓN CON LAS FASES CONTRASTANTES EN LA LAGUNA LACOMBE	
<u>Introducción.....</u>	78
<u>Resultados</u>	
<i>Dinámica y estructura del epifiton sobre <u>Schoenoplectus californicus</u></i>	
- Variables descriptoras del epifiton. Tendencias promedio.....	80
- Variables descriptoras del epifiton. Tendencias en el perfil	81
<i>Epifiton sobre las macrófitas sumergidas.....</i>	97
<i>Factores bióticos influyentes sobre el epifiton</i>	
- Dinámica de los sustratos vivos	97
- Organismos heterótrofos que afectaron al epifiton.....	98
<i>Variación espacial y temporal del epifiton sobre junco.....</i>	100
<i>Caracterización de ensambles del epifiton sobre junco.....</i>	110
<u>Discusión</u>	
<i>Patrones espaciales y temporales en la dinámica del epifiton sobre junco.....</i>	112
<i>El epifiton sobre junco frente a las perturbaciones externas.....</i>	114
<i>Factores internos y la organización las taxocenosis epífitas.....</i>	116
<i>Interpretación de la dinámica del epifiton sobre junco.....</i>	121
<i>El epifiton sobre macrófitas sumergidas.....</i>	127

<i>Interpretación de la dinámica del epifiton sobre macrófitas sumergidas.....</i>	<i>128</i>
--	------------

ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE LOS ENSAMBLES EPIPÉLICOS

<u>Introducción</u>	130
----------------------------------	------------

Resultados

<i>Caracterización del ambiente bentónico.....</i>	<i>132</i>
<i>Características generales de los ensambles algales del epipelon.....</i>	<i>136</i>
<i>Variación espacio-temporal de variables descriptoras del epipelon.....</i>	<i>137</i>
<i>Variación espacio-temporal de los aportes desde otras comunidades y de los organismos propios del epipelon.....</i>	<i>143</i>

Discusión

<i>Variaciones espaciales y temporales de los ensambles epipélicos.....</i>	<i>155</i>
<i>Los ensambles epipelicos frente a las perturbaciones.....</i>	<i>156</i>
<i>Dinámica de la estructura interna de los ensambles epipélicos.....</i>	<i>161</i>
<i>Relación del epipelon algal con las fases contrastantes en la laguna Lacombe</i>	<i>164</i>

EL EPIFITON Y EL EPIPELON COMO MECANISMOS INTERNOS DE PASAJE O DE ESTABILIZACIÓN DE LOS DIFERENTES ESTADOS DE EQUILIBRIO DE LA LAGUNA

<i>Participación de los ensambles epifítico y epipelico en la dinámica de estados de equilibrio de una laguna.....</i>	<i>168</i>
<i>El epifiton y el sombreado de macrófitas sumergidas.....</i>	<i>169</i>
<i>El epifiton y el epipelon como simientes de especies para otras comunidades.....</i>	<i>170</i>
<i>Secuestro de nutrientes por parte del epifiton y el epipelon.....</i>	<i>173</i>
<i>El epipelon y la estabilización de los sedimentos.....</i>	<i>175</i>

LAS TAXOCENOSIS ALGALES Y EL MODELO DE GOLDSBOROUGH & ROBINSON

<u>Introducción</u>	175
----------------------------------	------------

Resultados

<i>Dinámica de la biomasa algal en los diferentes compartimientos.....</i>	<i>177</i>
--	------------

Discusión

<i>La biomasa de los compartimientos algales en Lacombe.....</i>	<i>182</i>
--	------------

<i>Ajuste del modelo de Goldsborough & Robinson a la dinámica de los compartimientos algales en Lacombe.....</i>	<i>183</i>
--	------------

<i>Semejanzas y diferencias entre el modelo Goldsborough & Robinson y la Hipótesis de los Estados de Equilibrio Alternativos.....</i>	<i>187</i>
---	------------

DISCUSIÓN FINAL

<i>La Hipótesis de los Estados de Equilibrio Alternativos (HEEA) y el modelo conceptual de Goldsborough & Robinson (G&R): una interpretación complementaria desde el punto de vista de las taxocenosis algales.....</i>	<i>189</i>
---	------------

CONCLUSIONES

ESTADOS DE EQUILIBRIO ALTERNATIVOS EN LA LAGUNA LACOMBE.....	195
---	------------

EL EPIFITON Y SU RELACIÓN CON LAS FASES CONTRASTANTES EN LA LAGUNA LACOMBE	
<i>Epifiton sobre junco.....</i>	<i>197</i>
<i>Epifiton sobre macrófitas sumergidas.....</i>	<i>201</i>

ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE LOS ENSAMBLES EPIPÉLICOS.....	203
---	------------

EL EPIFITON Y EL EPIPELON COMO MECANISMOS INTERNOS DE PASAJE O DE LA ESTABILIZACIÓN DE LAS FASES CONTRASTANTES EN LACOMBE.....	207
---	------------

LAS TAXOCENOSIS ALGALES Y EL MODELO DE GOLDSBOROUGH & ROBINSON.....	210
--	------------

LA HIPOTESIS DE LOS ESTADOS DE EQUILIBRIO ALTERNATIVOS Y EL MODELO CONCEPTUAL DE GOLDSBOROUGH & ROBINSON: UNA INTERPRETACIÓN COMPLEMENTARIA DESDE EL PUNTO DE VISTA DE LAS TAXOCENOSIS ALGALES.....	212
--	------------

CONCLUSIONES FINALES.....	213
----------------------------------	------------

REFERENCIAS.....	214
-------------------------	------------

TABLAS

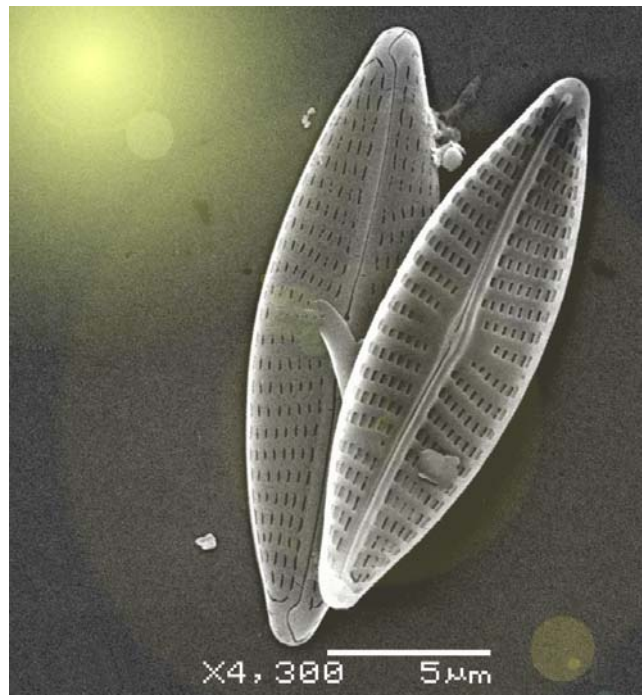
- >Estados de equilibrio alternativos en la laguna Lacombe
- >El epifiton y su relación con las fases contrastantes en la laguna Lacombe
- >Estructura y dinámica de los ensambles epipélicos
- >Las taxocenosis algales y el modelo de Goldsborough & Robinson.

INTRODUCCIÓN

Navicula veneta

*Detalles de la cara interna y
externa del frústulo*

Epifiton sobre junco



El rol de las comunidades relacionadas con un sustrato como componentes fundamentales dentro de un sistema acuático ha sido reconocido por varios autores (Strayer & Likens, 1986; Boero *et al.*, 1996; Goldsborough & Robinson, 1996; Stevenson *et al.*, 1996; Polis *et al.*, 1997, Vadenboncoeur *et al.*, 2002; Schindler & Scheuerell, 2002, Vander Zanden *et al.*, 2006). Sin embargo, los estudios acerca de estos ensambles todavía son escasos. Ya Wetzel en 1983 señala el desconocimiento general que existe con respecto al perifiton, en relación a la distribución geográfica de las especies, la dinámica estacional de las poblaciones, la utilización de microhábitats, las respuestas a las variables físico-químicas del agua y del sustrato, las interacciones entre los taxa y el aprovechamiento por los herbívoros. Asimismo destaca que, en consecuencia, también se ignora la contribución realizada por estos componentes a la productividad total del sistema. Esta situación no ha cambiado significativamente desde entonces.

La escasez de estudios contrasta con la gran cantidad de funciones que se conoce puede cumplir el perifiton dentro de los ecosistemas acuáticos. Su rol más obvio es el de productores primarios y, por lo tanto, como eslabones fundamentales de varias cadenas tróficas, pero también es significativo su papel dentro de la red de detritos, como productores de materia orgánica y, en menor medida, como consumidores de sustratos orgánicos simples (Goldsborough & Robinson, 1996). A nivel químico y físico en el agua, las algas asociadas a un sustrato provocan cambios del medio que incluyen: procesos de oxigenación, incremento del pH, disminución de la concentración de dióxido de carbono e iones carbonato, desoxigenación por descomposición y respiración nocturna de *blooms* de algas y aumento de la materia orgánica disuelta y del nitrógeno (por asimilación del nitrógeno molecular por cianofitas). También intervienen en el almacenamiento temporal de fósforo, nitrógeno y metales; en la liberación de nitrógeno y fósforo a partir de sustratos vivos o muertos; en la formación de sedimentos a través de la precipitación de calcita; y en la reducción de la erosión de los lechos de ambientes lóticos (por ejemplo por crecimiento de matas de algas mucilaginosas). Por otro lado, constituyen refugios para el zooplancton, invertebrados no pelágicos y anfibios (ya sea asociadas a un sustrato o, en una etapa posterior, en masas flotantes de metafiton) y favorecen la construcción del mismo sustrato a través de las secreciones y restos de la ficoflora (Goldsborough & Robinson, 1996). Por último, tienen la capacidad de producir la atenuación de la luz necesaria para la fotosíntesis de macrófitas sumergidas por la formación de densos *films* sobre estas plantas; aunque investigaciones más recientes también han puesto de manifiesto su rol como protectoras contra rayos UV-B perjudiciales para la fotosíntesis de macroalgas marinas (Brandt & Koch, 2003).

Probablemente el menor conocimiento sobre las comunidades relacionadas con un sustrato respecto a otras comunidades se deba a los problemas metodológicos que presenta su estudio. Dos inconvenientes a tener en cuenta son: la heterogeneidad de microhábitats que ocupan y las diferencias de tamaño de los organismos estudiados (Margalef, 1983). El primero hace difícil la medición de los parámetros físicos y químicos que rigen sobre cada ensamble y el segundo impone la utilización concurrente de distintas metodologías para alcanzar el análisis completo de la asociación. Asimismo, la falta de estandarización de la metodología, tanto en la descripción de la estructura comunitaria como en la medición de la biomasa y la productividad, provoca que los resultados publicados sean de difícil comparación (Aloi, 1990).

A pesar de la importancia dada al perifiton en sistemas someros, su inclusión dentro de diferentes modelos ecológicos ha sido inusual. En el contexto de los estudios que consideran diferentes estados de equilibrio en los sistemas poco profundos, Phillips, Eminson y Moss (1978) son los primeros en considerar al epifiton como un mecanismo interno en el pasaje de un estado de aguas transparentes a otro de aguas turbias definidos de la siguiente forma:

Estado de aguas claras: presencia de manchones extensos y densos de macrófitas sumergidas, desarrollo pobre de las poblaciones del fitoplancton y, por ende, aguas transparentes con gran penetración de la luz.

Estado de aguas turbias: gran desarrollo de fitoplancton y la ausencia de macrófitas sumergidas o presencia de *stands* esparcidos de las mismas. En este caso, la transparencia del agua y, por lo tanto, la penetración de la luz es relativamente menor que en el estado de aguas claras.

Tradicionalmente se sostenía que el sombreado provocado por el fitoplancton era el factor que provocaba la desaparición de las plantas. Sin embargo, Phillips *et al.* establecen que el aumento del fitoplancton, luego de la desaparición de la vegetación sumergida, es una consecuencia de dicho fenómeno y no su causa. Basándose en datos actuales de campo y paleobotánicos así como experimentales, proponen que el sombreado dado por los componentes del epifiton es el verdadero responsable de la declinación de las macrófitas sumergidas, promoviéndose de esta forma, el pasaje desde un estado claro a otro turbio. Cabe destacar que el modelo propuesto por Phillips *et al.*, (1978) es unidireccional, desde una fase de aguas claras se pasa por una serie de cambios graduales hasta llegar a un estado irreversible de aguas turbias.

En contraste, May (1977) y Scheffer *et al.* (1993), establecen la Hipótesis de Estados de Equilibrio Alternativos en lagos someros, en el que se considera que un cuerpo de agua puede encontrarse en forma permanente en un estado de aguas

claras o de aguas turbias, o bien, puede alternar entre un estado y otro. Los estados son puntos de equilibrio atractores hacia los que tenderá el sistema según las perturbaciones que el ambiente le imprima (Scheffer, 1998). Los factores estructurantes que determinan el establecimiento de uno u otro estado son la presencia o ausencia de macrófitas sumergidas y la turbidez del agua. La vegetación acuática puede estabilizar un estado de aguas claras en virtud de diferentes efectos generados por ellas mismas a lo largo de un amplio rango de concentración de nutrientes. Estos mecanismos de *feedback* positivos comprenden: la reducción en la resuspensión de los sedimentos del fondo; la provisión de refugio para el zooplancton herbívoro contra los peces planctófagos y para otros organismos filtradores (moluscos) que colaboran en la disminución de la biomasa planctónica; la supresión del crecimiento algal a través de la liberación de metabolitos con efectos alelopáticos; y la reducción en la disponibilidad de nutrientes. Sin embargo, la ocurrencia de una perturbación, tal como un incremento marcado en la concentración de nutrientes y el consecuente aumento de epifiton sobre las plantas sumergidas, puede impulsar al sistema hacia un estado de equilibrio alternativo de aguas turbias. Dependiendo de la intensidad de la perturbación, el ecosistema pasará a un estado de aguas turbias permanente o temporal, con mecanismos de estabilización propios: reducción de la penetración de la luz necesaria para el crecimiento de macrófitas sumergidas dado por el fitoplancton, compensación de la concentración de nutrientes por la carga interna y resuspensión del material del fondo por el viento o los peces bentívoros.

En el modelo de Phillips *et al.* (1978) es crucial que ocurra un aumento de la cantidad de epifitos y de algas filamentosas antes del incremento de fitoplancton para provocar *stress* sobre las macrófitas sumergidas. No obstante el rol fundamental asignado al epifiton en el pasaje de un estado a otro en este modelo, esta comunidad sólo fue considerada en forma secundaria en la Hipótesis de los Estados de Equilibrio Alternativos (Scheffer, 1998). Probablemente, la aplicación de esta hipótesis en problemas de restauración de lagos someros llevó a focalizar los estudios especialmente sobre los componentes del sistema que se manipulaban y en los estados estables que se generaban. Es decir, el énfasis se centró en las macrófitas sumergidas, los peces, el zoo y el fitoplancton, comenzando a tener especial relevancia temas como el efecto de cascada trófica ejercido por los peces piscívoros sobre los planctívoros y de éstos sobre el zooplancton depredador del fitoplancton o las macrófitas sumergidas como componentes estabilizantes del estado de aguas claras y el efecto sobre ellas de otros factores como aves herbívoras, tormentas intensas o herbicidas.

Posteriormente, sólo el marco conceptual propuesto por Goldsborough y Robinson (1996) da nuevamente relevancia al epifiton como mecanismo interno de pasaje de estados. Este modelo también incluye al epipelon y al metafiton, no considerados en los modelos anteriores. Este marco conceptual comprende diferentes estados de equilibrio que son definidos con base en la mayor contribución de alguna de las asociaciones algales: epipelon, epifiton, metafiton y fitoplancton a la producción primaria algal total. Cada una de ellas caracteriza a cada uno de los siguientes estados, respectivamente: *Dry State*, *Open State*, *Sheltered State* y *Lake State*. El énfasis en este modelo se halla en los componentes algales del sistema y toma como estados de equilibrio a situaciones que, en el contexto de la Hipótesis de los Estados de Equilibrios Alternativos (Scheffer *et al.*, 1993), comprenden períodos de transición entre un estado y otro. Es decir, ambos marcos conceptuales podrían considerarse complementarios. Así, por ejemplo, el pasaje de aguas turbias a aguas claras de la hipótesis de Scheffer *et al.* (1993) podría describirse como la serie de cambios de estado: “*Open State*” (epifiton dominante) → “*Sheltered State*” (metafiton dominante) → “*Lake State*” (fitoplancton dominante).

Los modelos anteriormente detallados han sido extensamente utilizados en cuerpos de agua del Hemisferio Norte. En la región pampeana se han realizado recientemente esfuerzos para analizar la dinámica y la estructura de los cuerpos de agua en el marco de teorías que involucren la ocurrencia de estados múltiples: Gabellone *et al.* (2001), Quirós *et al.*, (2002 a y b), Solari *et al.*, (2003), entre otros. Estos trabajos involucran a las taxocenosis tradicionalmente analizadas en el marco de la Hipótesis de los Estados de Equilibrio Alternativos: fito y zooplancton, peces y menos detalladamente, macrófitas sumergidas. Todavía, no sólo es necesario recabar una mayor cantidad de información básica acerca de éstas sino, también, de otras como el perifiton, el benton y las macrófitas emergentes. Para ello, es fundamental el estudio en forma integrada de los componentes bióticos del sistema y las funciones que desempeñan, en particular, en sitios que todavía no han sido alcanzados por el impacto antrópico.

Actualmente, la región pampeana se ha convertido en un agroecosistema casi en su totalidad, sufriendo el impacto de la actividad agrícola desde el siglo XIX y de la ganadería desde los tiempos coloniales (siglo XVI) (Gómez & Toresani, 1999). Las lagunas pampeanas, como parte fundamental de este paisaje, han seguido estos cambios a la par de los ecosistemas terrestres circundantes. Debido a la gran interrelación y dependencia que mantienen con ese medio, los ambientes acuáticos pampeanos son altamente vulnerables al uso antrópico de los recursos tanto propios como los de la tierra (Quirós, 2000). Hidrológicamente, tienen una importancia capital

en la carga y descarga de acuíferos, control de inundaciones, provisión de agua y regulación del clima (Fernández Cirelli & Miretzky, 2004). Ecológicamente, se trata de un área de transición y cambio con elementos de la fauna y flora subtropicales, así como también pampásicos (Gómez & Toresani, 1999), lo que constituye un gran reservorio de diversidad. A pesar de su importancia, la falta de información acerca de la dinámica y estructura de estos sistemas sólo ha permitido una mínima conceptualización acerca de su estructura y funcionamiento, necesaria para desarrollar medidas adecuadas de manejo sustentable en estos ambientes acuáticos (Quirós *et al.*, 2002a).

Hipótesis

Teniendo en cuenta lo anteriormente expresado, se plantea como hipótesis, que el fitoperifiton variará de acuerdo a los diferentes estados que se desarrollen en un sistema acuático. Las lagunas pampeanas son cuerpos de agua eutróficos (Quirós, 1997) por lo que, dejando de lado otros factores además de los nutrientes, constituyen ambientes propicios para el desarrollo del perifiton. El seguimiento de las comunidades desarrolladas sobre un sustrato bianual como el junco (epifiton) permitirá observar la dinámica y roles de sus taxocenosis algales a lo largo de todo un ciclo anual, inclusive en momentos de un estado turbio, cuando las macrófitas sumergidas estuvieren ausentes. Asimismo, puede considerarse que al interrelacionarse, a través de las especies que lo componen con otros compartimientos algales como el fitobenton, y el fitoplancton, las variaciones del fitoperifiton en diferentes estados están relacionadas con las dinámicas de estas otras taxocenosis. El estudio de estas relaciones permitiría establecer cómo el fitoperifiton se enlaza con ellas y, al mismo tiempo, conocer los aportes de los epifitos a la biomasa algal total.

Se considera, *a priori*, que la penetración de la luz en la columna de agua es uno de los factores que más fuertemente varía durante el pasaje de un estado a otro. Por esta razón, durante el estado turbio, el fitoperifiton presentaría una escasa abundancia y una arquitectura más simple debido a la limitación impuesta por ese recurso. Por el contrario, una estructura comunitaria más compleja y una mayor biomasa se deberían registrar durante las fases de aguas claras. En este último caso, sin embargo, el sombreado producido por un desarrollo extenso de las macrófitas sumergidas y/o emergentes podría hacer disminuir nuevamente la biomasa epifita, con excepción de los niveles más cercanos a la superficie donde la luz sería suficiente. Otro factor que se considera puede afectar las taxocenosis epifitas es la turbulencia. Su influencia sería mayor en los sitios expuestos a los vientos y al oleaje y en las porciones de las

plantas más cercanas a la superficie. Por otro lado, otros factores como el pastoreo y las relaciones interespecíficas entre las mismas algas serían importantes en la estructuración de esta comunidad.

Las dinámicas de los otros compartimientos algales también estarían influenciadas por los estados de equilibrio en la laguna y ello podría influir sobre la dinámica del fitoperifiton. El fitoplancton, cuyas variaciones, en general son más ampliamente conocidas, estaría caracterizado por su mayor abundancia durante un período turbio que durante el claro, afectadas mayormente por la luz, la turbulencia o estabilidad de la columna. Con respecto a las algas que viven en los sedimentos y de las cuales se tiene menos conocimiento, al igual que el fitoperifiton también estarían influenciadas por la variación en las condiciones de luz entre un estado y otro. Durante la fase de aguas turbias, la escasez de iluminación impediría su desarrollo, con excepción probablemente de las zonas más someras y cercanas a las orillas y por lo tanto con mejor disponibilidad de luz. Asimismo, la resuspensión por el viento o por peces bentívoros podría ser otro factor que afectara a esta comunidad. Al contrario, la penetración de la luz hasta el fondo durante una fase de aguas claras, propiciaría la producción de esta comunidad, aunque una gran cobertura de la superficie con plantas produciría el sombreado sobre los productores primarios bénticos.

También se considera la posibilidad de que los ensambles fitoperifíticos sean mecanismos internos de pasaje entre un estado y otro del sistema. En el presente trabajo, se considera primeramente, el papel otorgado por Phillips *et al.* (1978) quienes toman al epifiton como un agente perjudicial (efecto de sombreado) para las macrófitas sumergidas. Asimismo, se propone como hipótesis que la taxocenosis podría participar en otros procesos que colaborarían en llevar al sistema a un estado de aguas turbias, como por ejemplo que se constituya en simiente de organismos del fitoplancton. En forma inversa, el fitoperifiton creciendo en forma moderada, actuaría secuestrando nutrientes de la columna de agua, evitando su disponibilidad para el fitoplancton y por lo tanto favoreciendo la persistencia de un estado de aguas claras.

El fitobenton también podría constituir un mecanismo interno de pasaje de estado e influir sobre el fitoperifiton, transformándose en un elemento importante en el presente análisis. Entre los procesos que se pueden tomar *a priori* como posibles mecanismos se consideran tres: a) la capacidad del fitobenton para retener nutrientes, especialmente el fósforo, ya que podría regular la liberación de estos compuestos a partir de los sedimentos y, por ende, controlar la disponibilidad para el fitoperifiton y el fitoplancton, actores en el establecimiento de un estado turbio; b). la formación de densos *films* sobre los sedimentos que evitaría la resuspensión de material del fondo, contribuyendo a mantener las condiciones de elevada transparencia; y c), dado que

constituye un hábitat con menor cantidad de luz, el sedimento podría funcionar como una simiente de organismos del fitoplancton tolerantes al sombreado como por ejemplo especies de cianofitas filamentosas, propiciando el advenimiento de un estado de aguas turbias.

Por último, en cuanto a los aportes de cada compartimiento a la biomasa algal total y analizando las situaciones en el marco del modelo de Goldsborough & Robinson (1996), se plantea la hipótesis de que durante una fase de aguas turbias del sistema, la mayor biomasa algal será la del fitoplancton, correspondiéndose con un estado “*Lake State*” en dicho modelo conceptual. Al contrario, en una fase de aguas claras, los mayores aportes serán los del epifiton sobre macrófitas emergentes y sumergidas, correspondiéndose con un “estado “*Open State*” del modelo, pudiéndose incluso llegar a un estado “*Sheltered State*” con el desarrollo de masas de metafiton (*sensu* Goldsborough & Robinson, 1996). También se considera que con la penetración de luz hasta el fondo, especialmente en sitios cercanos a la orilla, podría producirse también la ocurrencia de un estado “*Dry State*”. Así, al conocer la contribución del fitoperifiton en relación a la de los otros compartimientos algales, se podrán contextualizar los aportes de esta taxocenosis al sistema.

Objetivos

El objetivo general de esta investigación es realizar un estudio de la estructura y dinámica del fitoperifiton en una laguna somera pampeana.

En primera instancia, se intentará obtener conocimientos acerca de los parámetros comunitarios y su relación con los factores ambientales, con especial referencia al fitoperifiton, pero también en relación con el fitobenton y el fitoplancton. También, se espera establecer la existencia de diferentes relaciones entre las tres taxocenosis algales.

En segunda instancia, se propone entender la importancia del epifiton en el contexto de los compartimientos algales, analizando primero su dinámica y roles en relación a los estados de equilibrio definidos en el marco de la Hipótesis de los Estados de Equilibrio Alternativos (Scheffer *et al.* 1993); y segundo evaluando los aportes a la biomasa algal total en el marco del modelo conceptual de Goldsborough & Robinson (1996).

En función de estos objetivos generales la tesis tiene los siguientes objetivos particulares:

1) Analizar las variables, tanto abióticas como bióticas, obtenidas en el campo y en el laboratorio con el fin de determinar la ocurrencia de estados estables alternativos e identificar aquellas variables que los describan así como, también, las perturbaciones intervinientes en el pasaje de un estado a otro. Describir la dinámica del fitoplancton y también la de las macrófitas sumergidas en relación a los estados estables ocurridos en la laguna.

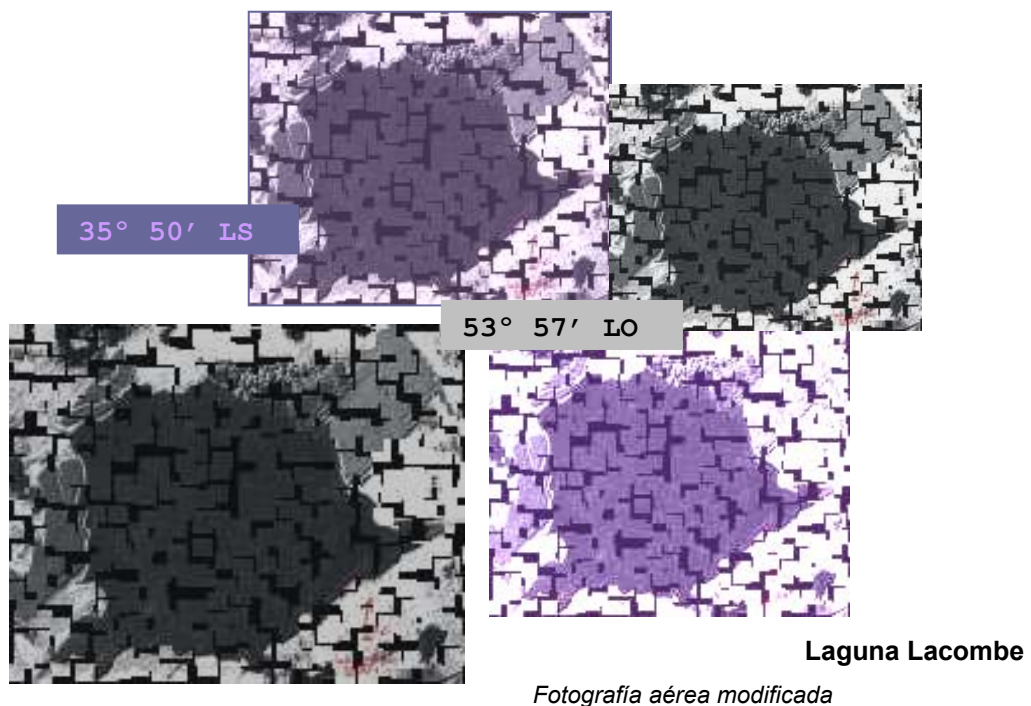
2) Describir y evaluar la variación espacial (vertical y horizontal) y temporal del fitoperifiton, tanto sobre macrófitas emergentes como sumergidas, analizando su relación con variables ambientales y determinando aquellas que tienen mayor influencia sobre estas taxocenosis. Interpretar su variación en función de los estados de equilibrio ocurridos en la laguna establecidos según los objetivos del ítem precedente.

3) Describir y evaluar la variación espacial y temporal del fitobenton discriminando entre la dinámica de los organismos bentónicos y las de las fracciones de origen planctónico y epifítico que componen estos ensambles. Al mismo tiempo, analizar las relaciones entre los ensambles bentónicos y las variables ambientales e interpretar su dinámica en relación a los estados de equilibrio ocurridos en la laguna.

4) Analizar el papel del fitoperifiton, como mecanismo interno en el pasaje de un estado de equilibrio a otro pero también su rol como mecanismo interno estabilizador de un estado en particular. En forma complementaria, analizar idénticas propiedades en el caso del fitobenton.

5) Establecer los aportes de la biomasa algal de cada compartimiento a la biomasa algal total, llevado a escala de la laguna, estimando su importancia relativa. Analizar la participación de las distintas taxocenosis algales a nivel sistema utilizando el modelo conceptual de Goldsborough & Robinson (1996), comparando estos resultados con los obtenidos a partir de la Hipótesis de los Estados de Equilibrio Alternativos.

AREA DE ESTUDIO



La laguna Lacombe se encuentra en el partido de Chascomús en las coordenadas $35^{\circ} 50'$ latitud sur y $57^{\circ} 53'$ longitud oeste. Es un cuerpo de agua somero, delimitado por barrancas de 2,5 m de alto aproximadamente, en casi toda su extensión con excepción de la porción sudoeste-oeste, donde debido a la escasa pendiente se forma un brazo pequeño (Fig.1).

Se trata de una laguna de superficie estimada de 131 ha y con profundidades máxima y media registradas de 2,54 m y 2,28 m, respectivamente. La longitud máxima y el ancho máximo son 1.750 m y 1.500 m, respectivamente, y su perímetro de 5,6 km, calculados sobre la base de una foto aérea (Fig. 1). El volumen estimado, utilizando la fórmula de la sinusoide elíptica (Wetzel, 1981), es de aproximadamente $8,699323 \text{ hm}^3$. El desarrollo del perímetro de costa es de 1 que indica entonces, una forma aproximadamente circular de la cubeta.

Lacombe es una laguna sin afluentes ni efluentes por lo que su balance hídrico depende de las precipitaciones y escurrimiento de campos y del aporte subterráneo que se moviliza según las fluctuaciones del caudal del Río Salado (Drago, 2004). Cabe señalar que durante el período de muestreo, un corto canal, cuyo nacimiento se ubicó en un campo lindero, drenó el pequeño volumen de agua que allí se acumuló durante las épocas lluviosas, desde septiembre a diciembre de 2001.

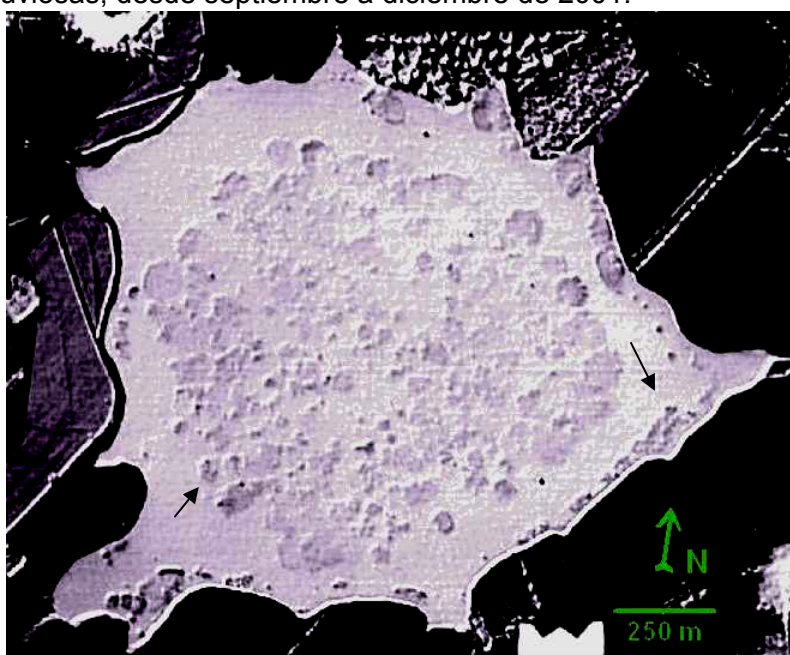


Fig. 1. Fotografía aérea de la laguna Lacombe. Imagen modificada con en procesador de imágenes. Manchas más oscuras en el centro y periferia del cuerpo de agua (señaladas con flechas a modo de ejemplo) corresponden a junciales

Desde el punto de vista hidrográfico, Lacombe pertenece al conjunto de cuencas lacustres denominado “Grupo Marginal” (Frenguelli, 1956). Estas lagunas se distribuyen por la zona pericostera de la Provincia de Buenos Aires delimitada por el

frente dunar (que coincide aproximadamente con el trazado de la Ruta Nacional N° 2) y el cordón costero de conchilla. Políticamente, este sector se extiende desde el partido de Chascomús hasta el de General Madariaga, incluyendo los municipios de General Lavalle, Castelli, General Guido, Maipú, Dolores, Tordillo y parte de Mar Chiquita.

El área en la que se emplaza este conjunto marginal de lagunas es la zona de la región pampeana que mayor cantidad de cuencas lacustres posee (Dangavs, 2005). A partir de los datos de Toresani *et al.* (1994), se estimó que comprenden casi el 20% de los cuerpos de agua, tanto permanentes como temporarios (de más de 500 m de longitud máxima), de la Provincia de Buenos Aires. Son unos 265 limnótopos, de los cuales, el 84% son arreicos y sólo el 16% presenta afluentes o efluentes. El 41% de las lagunas arreicas son permanentes. Una característica a señalar de estos cuerpos de agua, es que sus niveles hidrométricos disminuyen durante las épocas de sequía, aumentando en consecuencia, el tenor salino de sus aguas (Sala, 1975).

Las cubetas del Grupo Marginal fueron originadas por endicamiento, distinguiéndose tres sectores, según se trate de médanos continentales, cordones conchiles o dunas marítimas el factor que produjere el embalsado del agua (Frenguelli, op.cit.). Particularmente, las lagunas embalsadas por médanos continentales, entre ellas Lacombe, quedan contenidas en una zona paralela a la bahía Samborombón que se extiende varios kilómetros tierra adentro, desde las ciudades de Gral. Paz y Chascomús al norte hasta Gral. Guido y Maipú al sur. Los cordones medanosos señalan el límite extremo occidental alcanzado por la ingresión marina querandínense (9.000-6.000 a.p). Dada la fuerte erosión a la que han sido sometidos en el pasado, se distribuyen en forma de lomas aisladas o agrupadas sobre el nivel de la llanura.

Desde el punto de vista geomorfológico, todo el Grupo Marginal se halla incluido en el ambiente Pampásico de la unidad morfológica de Llanura (Sala, 1975). Geológicamente, se emplaza en una gran cuenca de sedimentación, entre la cordillera y el macizo precámbrico de Brasilia, cubierta por sedimentos tanto marinos como terrestres del Cretácico, el Terciario y el Cuaternario (Gomez & Toresani, 1999). Según la clasificación del mapa geológico elaborado por el LEMIT (1975) se corresponde con la Región Pampeana, caracterizada, en orden de mayor a menor profundidad, por un estrato de arenas que contiene al acuífero de Los Puelches, luego la Formación Pampeano y por encima la Formación Junín.

Según datos del LEMIT (1975), los sedimentos de la Formación Pampeano poseen un desarrollo de 30 a 60 m y están conformados por limos arcillosos a limolitas, con proporciones variables de arena. Presentan un gran contenido de carbonato de calcio en forma pulverulenta o como tosca. En cambio, la Formación

Junín tiene un espesor de 1 a 15 m y se halla conformado por sedimentos limo-arenosos o arenoso-limosos de color pardo rojizo a pardo claro, friables. Finalmente, la Formación Querandinense, que cubre en parte a la erosionada Formación Pampeano en la zona costera y que tiene su mayor desarrollo alrededor de la Bahía Samborombón, presenta sedimentos limo-arcillosos o arcilloso-limosos de color gris verdoso o azul oscuro que contienen restos de valvas. Por encima de esta formación, se desarrollan dunas y cordones de conchilla en la zona cercana a la costa (LEMIT, 1975).

De acuerdo con la clasificación de Auge (2003), Lacombe y otras lagunas marginales se encuentran dentro de la región hidrogeológica del “Deprimido” que abarca la cuenca del río Salado, la del Arroyo Vallimanca y sus lagunas asociadas y la región anegadiza vecina a la Bahía Samborombón. Según el mismo autor, la característica distintiva de la zona es su escasa pendiente topográfica (10^{-4} a 10^{-5}) que impide la evacuación de derrames en superficie. Este factor, sumado a la baja permeabilidad de los sedimentos superficiales (limos y arcillas) y la escasa profundidad a la que se emplaza el nivel freático, genera que toda la zona sea un ámbito fácilmente inundable.

La Formación Pampeano tiene un elevado contenido salino, que aumenta hacia el ámbito de descarga regional, es decir, el cauce del río Salado y llanura inundable de la Bahía Samborombón (Auge, 2003). Esta formación contiene a la capa freática, que a pesar de su salinidad, es ampliamente utilizada para el abastecimiento rural y urbano, teniendo una producción media a alta. La Formación Junín posee agua generalmente con un tenor salino moderado a bajo, lo que permite que pueda ser utilizado principalmente para el abastecimiento doméstico y del ganado. Debido a su alta permeabilidad vertical y la cercanía a la superficie, es muy vulnerable y suele contaminarse con facilidad a partir de excretas humanas y del ganado y con plaguicidas y fertilizantes usados en la agricultura.

Pedológicamente, en el sector donde se emplaza Lacombe se desarrollan suelos de tipo argiudol ácuico es decir, molisoles que se generan bajo climas húmedos con déficit de lluvias en verano (Ministerio de Asuntos Agrarios, 1978). Se trata de suelos profundos oscuros, provenientes de la descomposición de residuos orgánicos bajo tierra, de estructura fuerte en seco pero no dura, con horizonte argílico y ubicado en posiciones cóncavas del relieve. En la zona, se dispone un horizonte superficial espeso y oscuro sobre un horizonte B2 iluvial e hidromórfico.

El clima en esta zona oriental de la Provincia de Buenos Aires es templado y húmedo (Aparicio, 1958). El período caluroso comprende los meses de noviembre a

marzo con temperaturas medias entre los 19° y 23° C; el más frío se desarrolla de mayo a agosto con temperaturas promedio superiores a los 10° C. Debido a que es una zona con influencia fluvial, la amplitud térmica oscila alrededor de los 10° C. Los valores medios anuales de precipitaciones son cercanos a los 1.000 mm. Las tormentas más importantes tienen lugar durante la primavera y el comienzo del verano y casi no existe un período seco como en zonas más occidentales de la Provincia de Buenos Aires. Los vientos predominantes son el Norte y el Este y, menos frecuentemente, el Nordeste. La velocidad del viento es máxima en primavera.

Una de las características sobresalientes impuestas por el régimen climático es el ciclo de sequías e inundaciones que provocan rápidos cambios en los cuerpos de agua de la región (Gabellone *et al.*, 2003). En promedio, la evapotranspiración potencial adquiere valores entre 750-950 mm (Aparicio, 1958), por lo cual, en función de las precipitaciones promedio señaladas anteriormente, se registraría en general un exceso de agua entre 50-250 mm. Las precipitaciones extraordinarias registradas tanto en el 2001 como en el 2002 (Chornomaz *et al.*, 2002; Maizels, *et al.*, 2003; Moncaut, 2003) dieron cuenta de que se hallaba en marcha, en el momento de la presente investigación, un ciclo húmedo.

Relacionado con el clima y los suelos, la comunidad vegetal dominante es la estepa de gramíneas, la que caracteriza a la zona biogeográfica de la Provincia Pampeana del Dominio Chaqueño (Cabrera & Willink, 1973). En esta zona son dominantes los géneros *Stipa*, *Piptochaetium*, *Aristida*, *Briza*, *Bromus*, *Eragrostis* y *Poa*, aunque específicamente en la zona pericostera puede desarrollarse la estepa de halófitas con géneros como *Distichlis*, *Spartina* o *Salicornia* (Gabellone *et al.*, 2003). Dado el extenso aprovechamiento agrícola-ganadero de la región, la vegetación prístina ha sido destruida en gran parte y sustituida por especies de cultivo (Gómez & Toresani, 1999). En cuanto a la vegetación acuática, específicamente en Lacombe, se desarrolla un extenso juncal central de *Schoenoplectus californicus* (C.A. Mey) Palla que ocupa gran parte del espejo de la laguna y que se halla conformado por grandes *stands* separados por canales angostos. Sobre las orillas se desarrollan juncales más densos pero de menor superficie. En los muestreos preliminares se constató que la disposición del juncal central rodeado de un área libre de macrófitas emergentes y de juncales periféricos en la orilla no ha variado en forma significativa desde 1984, año en que se tomó la fotografía aérea de la Fig. 1. Durante la época de crecimiento, en el área libre de juncales y en los canales más anchos entre los *stands* del juncal central, se desarrollan macrófitas sumergidas. Específicamente, Drago (2004) señaló a *Egeria densa* Planch y *Myriophyllum aquaticum* Vell. Verdc como las macrófitas sumergidas

dominantes en las primaveras de 1996 y 1997 y veranos de 1997 y 1998. Sin embargo, a diferencia de esta autora, durante el presente estudio sólo fue registrada la presencia de *Stuckenia striata* (Ruiz et Pavon) Holub. y *Myriophyllum quitense* Kunth., además de unas pocos ejemplares de *Bacopa* sp. y *Chara* sp. en zonas cercanas a las orillas en los muestreos preliminares.

Desde el punto de vista zoogeográfico, la laguna queda incluida en el Dominio Pampásico, caracterizado por una fauna de orígenes subtropical y andino-patagónicos y elementos pampásicos (Ringuelet, 1955). Según Gómez & Toresani (1999), debido al cambio climático desde situaciones de mayor aridez a las condiciones actuales más húmedas y por tratarse de un área afectada por acciones antropogénicas directas o indirectas, la fauna cuenta con especies amenazadas o desaparecidas, muchas de ellas subtropicales. Varias especies tienen importancia económica: *Hydrochaeris hydrochaeris* L. (carpincho), *Myocastor coypus* Molina (coipo), *Leptodactylus ocellatus* L. (rana toro sudamericana), *Odonthestes bonariensis* C.V. (pejerrey), *Hoplias malabaricus* Bloch (tararira) entre otros.

La fauna de la laguna ha sido descripta por Drago (2004) y Ardohain (2008). El zooplancton puede caracterizarse por las siguientes especies (Ardohain, 2008):

Phylum Rotifera: *Brachionus caudatus* Barrois & Daday, *B. havanensis* Rousselet, *Keratella tropica* Apstein, *K. lenzi* Hauer, *Hexarthra fennica* (Levander); *Lecane closterocerca* (Schmarda), *Lepadella ovalis* (F. Müller), *Pompholyx sulcata* Hudson, *Polyarthra vulgaris* Carlin y *Testudinella patina* (Hermann).

O. Cladocera: *Bosmina huaronensis* Delachaux, *Ceriodaphnia* cfr. *dubia* Richard, *Moina micrura* Kurz, *Alona glabra* Sars, *Diaphanosoma birgei* Korinek; a los se puede agregar aquellos señalados por Drago 2004: *Alona monacantha* Sars, *Macrothrix laticornis* Jurine, *Bosmina longirostris* Müller, *B. hagmanni* Stingelin e *Ilyocryptus brevidentatus* Ekman.

O. Copepoda: *Acanthocyclops robustus* (Sars), *Boeckella gracilis* Daday; *Metacyclops mendocinus* Wierzejski, *Microcyclops anceps* (Richard).

Con respecto a otros integrantes de la fauna relacionada con ambientes lagunares pampeanos, Drago (2004) ha mencionado las siguientes especies animales

Invertebrados

Crustáceos bentónicos y perifíticos: *Paleomonetes argentinus* Nobili, *Heterocypris incongruens* (Ramdohr) Martens & Behen, *Heterocypris similis* (Wierzejski) Martens & Behen, *Potamocypris smaragdina* Vrára, *Limnocythere* sp., *Cleptocamptus deitersi* Richard, *Leydigia leydigi* Schoeler.

Insectos: *Chironomus* sp.; *Procladius* sp.

Moluscos: *Heleobia parchappei* d'Orbigny, *Pomacea canaliculata* Lamack.

Nematodos de vida libre.

Vertebrados:

Peces: *Odontesthes bonariensis* Valenciennes, *Rhamdia quelen* Quoy & Gaimard, *Hoplias malabaricus* Bloch, *Oligosarcus jenynsii* Günther, *Australoheros facetum* (Jenyns) Rican & Kullander, *Cnesterodon decemmaculatus* Jenyns, *Jenynsia lineata* Jenyns, *Synbranchus marmoratus* Bloch, *Pimelodella laticeps* Eigenmann, *Bryconamericus iheringi* Boulenger, *Gymnogeophagus australis* Eigenmann, *Corydoras paleatus* Jenyns, y *Astyanax* sp.

Aves: *Phalacrocorax brasilianus* Gmelin, *Chauna torquata* Oken, *Coscoroba coscoroba* Molina, *Cygnus melancoryphus* Molina, *Anas flavirostris* Vieillot, *Anas versicolor* Vieillot, *Anas georgica* Gmelin, *Heteronetta atricapilla* Merrem, *Oxyura vittata* Philippi, *Plegadis chihi* Vieillot, *Platalea ajaja* Linnaeus, *Fulica leucoptera* Vieillot, *Fulica armillata* Vieillot, *Fulica rufifrons* Philippi & Landbeck, *Egretta thula* Molina, *Casmerodius albus* Linnaeus, *Nycticorax nycticorax* Linnaeus, *Ardea cocoi* Linnaeus, *Larus maculipennis* Lichtenstein, *Larus cirrocephalus* Vieillot, *Sterna trudeaui* Audubon, *Rynchops niger* Linnaeus, *Podiceps major* Boddaert, *Rollandia rolland* Quoy & Gaimard, *Vanellus chilensis* Molina, entre otros.

Mamíferos: *Myocastor coypus* Molina.

En el marco de los nuevos esquemas clasificatorios que consideran ecozonas o ecorregiones, Lacombe y otras lagunas del Grupo Marginal se hallan en el Subárea Pericostera, del Área Salado Inferior, Zona Pampa Deprimida (zona ecológica de la cuenca del río Salado; Gabellone *et al.*, 2003). Dicha subárea es de gran importancia dado que constituye la última área ecotonal entre la depresión del Salado y el área costera de la Bahía de Samborombón (sitio RAMSAR N°885). Allí, se metabolizan los nutrientes y la materia orgánica, procedentes de las escorrentías de áreas agrícolas ubicadas en la cuenca superior del cauce principal del río Salado y en las cabeceras de sus subcuencas. Además, se estima que la diversidad de fauna y flora es elevada, debido a la baja intensidad del uso de la tierra y la heterogeneidad espacial derivada de la gran cantidad de cuerpos lagunares y cauces, aislados y semipermanentes.

Este ecotono se ve afectado por las siguientes actividades humanas: ganadería y agricultura (ganadería de cría y tambos; baja agricultura), aprovechamiento recreativo, caza, pesca, turismo (Gabellone *et al.*, 2003, Quirós *et al.*, 2005). En consecuencia, los riesgos a los que se enfrenta son la contaminación, la eutrofización,

la caza y la pesca excesivas, obras de infraestructura que afecten el drenaje natural, salinización y alcalinización.

A nivel internacional, en el marco de esquemas de clasificación ecorregionales globales, el grupo de lagunas marginales forma parte de las ecozonas, terrestre y de agua dulce, denominadas “Humid Pampas” (Olson *et al.*, 2001) y “Bonaerensean Drainages” (Abell *et al.*, 2008), respectivamente. Si bien se ha considerado que puntualmente la Subárea Pericostera ha sido menos afectada por el hombre (Gabellone *et al.*, 2003), estas ecorregiones tomadas en su totalidad se hallan entre aquellas de máxima prioridad para su protección y conservación dado el gran impacto antrópico al que fueron y son sometidas (World Wildlife Fund, 2008).

MATERIAL

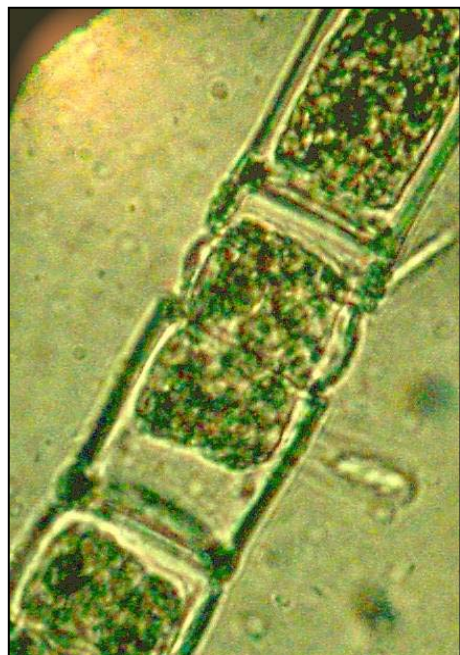
Y

METODOS

Oedogonium inversum

*División celular y formación de
anillos de crecimiento*

Epifiton sobre junco



Sitios de muestreo

La ocurrencia de estados alternativos en un cuerpo de agua somero puede analizarse de dos formas diferentes: realizando un estudio sincrónico de diversas lagunas para establecer en cuáles de los estados de equilibrio se encuentran, o bien, siguiendo la historia de un limnótomo en particular, registrando los cambios de estado que ocurren en el mismo (Scheffer *et al.*, 1993). El presente estudio se realizó de acuerdo con el segundo encuadre.

En marzo de 2001 se realizó un muestreo preliminar en el que se visitaron varias cuencas lacustres del Grupo Marginal. Se seleccionó a la laguna Lacombe para llevar a cabo los estudios en función de su relativamente bajo grado de impacto antrópico, por carecer de afluentes y efluentes y la facilidad de acceso al cuerpo, además de sus antecedentes con respecto a la probable ocurrencia de diferentes estados. En este sentido, los datos aportados por el propietario de la laguna (Martínez Leanes com.pers.) señalaron que el cuerpo de agua venía experimentando cambios con respecto a la presencia o ausencia de macrófitas a lo largo de los últimos años y que el sistema era capaz de mantenerse en alguna de las fases por varios meses.

Uno de los factores que *a priori* puede considerarse que varía durante el pasaje de un estado de equilibrio a otro, es la penetración de la luz en la columna de agua hasta los sedimentos lo que, a su vez, depende de la profundidad. La estrategia de muestreo involucró el registro de variables abióticas y bióticas tanto en el sentido vertical como en el horizontal, tomando en consideración estas variaciones y sus efectos sobre las comunidades estudiadas (Fig. 1).

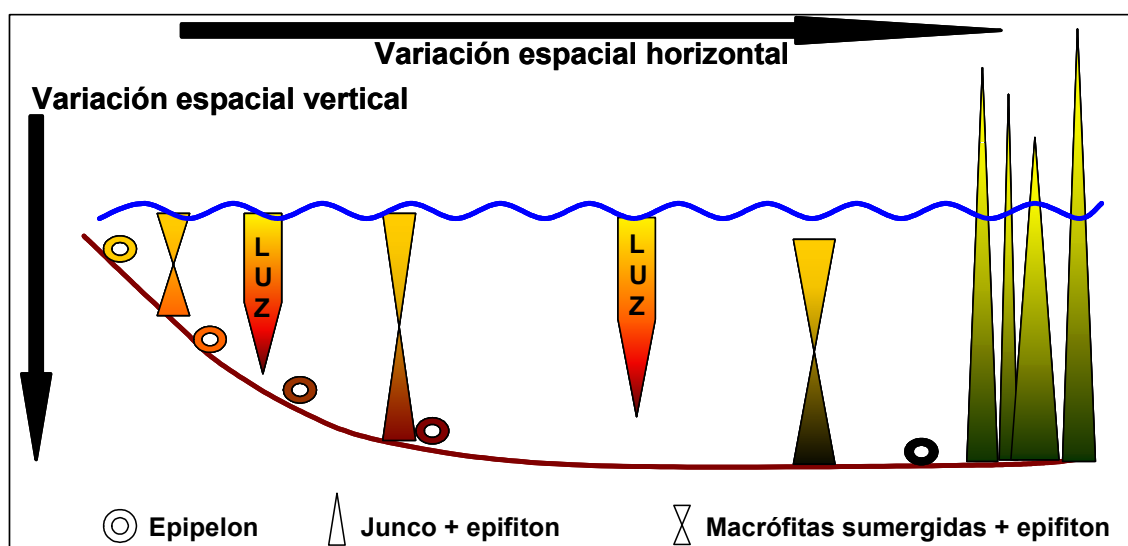


Fig. 1. Esquema que muestra la variación espacial horizontal y vertical de la luz, factor considerado *a priori*, para elaborar la estrategia de muestreo.

Con motivo de elegir los sitios apropiados y ajustar la estrategia de muestreo para llevar a cabo el estudio, se realizaron dos muestreos preliminares a principios del año 2001: el primero, el 23 de abril y el segundo, el 25 de junio.

En la siguiente tabla se detallan los valores de algunas variables físico-químicas del agua obtenidas en estas dos ocasiones:

Variable/Muestreo	1er. Muestreo preliminar	2do. Muestreo preliminar
Transparencia (cm)	52	30
Conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}^2$)	4.418	4.240
pH	9,9	9,9
Concentración de Oxígeno Disuelto en el agua (mg/l)	10,1	11,6
Concentración de Fósforo Total en el agua ($\mu\text{g}/\text{l}$)	188,3	207 (Desvío Estándar: 35,6)
Concentración de clorofila a fitoplanctónica ($\mu\text{g}/\text{l}$)	35,8 (JP) 51,4 (ALr)	65,1 (JP y ALe) 73,9 (sitio similar a ALr)
Sólidos Suspendidos Particulados (mg/l)	62,4 (Desv. Est.: 12,7)	62,2 (Desv. Est.: 17,8)

En ambas ocasiones, se obtuvieron valores de algunas variables, característicos de una fase turbia (baja transparencia, elevada concentración de clorofila a fitoplanctónica y relativamente elevados valores de sólidos suspendidos). Los valores de clorofila a activa fitoplanctónica fueron mayores en los sitios de menos expuestos (sitios ALr y sitio similar a éste último) a las variables ambientales por presencia de juncas que en aquellos que sí lo estaban (sitios JP y ALe). Con respecto a las macrófitas sumergidas, en la primera oportunidad sólo se observaron plantas sueltas de *Myriophyllum sp.* y de *Bacopa sp.* arraigadas en la zona posteriormente denominada ALr, estableciéndose la desaparición de los manchones de *Potamogeton sp.* y de *Myriophyllum sp.* registrados en esta zona durante la primera visita a la laguna en marzo de 2001. En el segundo muestreo preliminar, se encontraron unas pocas plantas sueltas de *Potamogeton sp.* y *Myriophyllum sp.* en la zona central de la laguna, algunas de las cuales poseían abundantes epífitos (0,12-23,3 Cl a mg/m^2 de sustrato).

La variación espacial de los juncas y su posible influencia sobre los epífitos fue evaluada durante el segundo muestreo preliminar. Con ayuda de la foto aérea de la laguna, mostrada en la Fig. 2 del presente apartado, se ubicaron cuatro puntos de muestreo sobre dos transectas que cubrían la mayor parte de la heterogeneidad espacial de las macrófitas emergentes (*Schoenoplectus californicus*). En el campo se constató la distribución espacial del juncal. Tomando en cuenta las variaciones en la densidad de los juncas y su ubicación, se tomaron muestras para medir la biomasa

epifítica. Se obtuvieron concentraciones de clorofila *a* activa promedio entre 0,5 - 7,9 mg/m² sustrato. Los mayores valores se obtuvieron en juncales con densidades relativamente bajas (50-80 ejes/m²) y ubicados en la zona central de la laguna, en tanto que los menores guarismos se observaron en manchones de junco muy densos cercanos a la orilla (195 ejes/m²). Un ligero efecto de borde fue detectado en el caso de los juncales centrales de la laguna. Los ejes situados en el borde, en el límite con el anillo de aguas libres, portaban una biomasa epifítica menor que la de los ejes ubicados hacia el centro del gran manchón central (4,8 y 6,4 mg Cl *a* /m² sustrato, respectivamente). De esta forma, se estimó que la densidad de los juncales y el grado de exposición a diferentes variables ambientales, como el oleaje, podían ser factores importantes con respecto al desarrollo de la biomasa epifítica y por lo tanto debía tenerse en cuenta este efecto de borde en el diseño de muestreo.

Con respecto al fitobenton, la concentración de clorofila *a* activa estimada fue menor en un sitio profundo y con mayor exposición a las variables ambientales (posteriormente, JP) en comparación con otro sitio más somero y reparado (posteriormente ALr): 0,75 µg cl *a* / cm² y 2,20 µg cl *a* / cm², respectivamente.

A partir de las observaciones realizadas durante los muestreos preliminares se consideraron que los siguientes factores podían relacionarse estrechamente con la biomasa de las comunidades epifítica, epipélica y planctónica: la presencia o ausencia de juncales y la densidad de los manchones, el grado de exposición al oleaje y la profundidad.

Con base en estas observaciones se establecieron 4 puntos de muestreo que representaron diferentes combinaciones de estados de los factores señalados (Fig. 2).

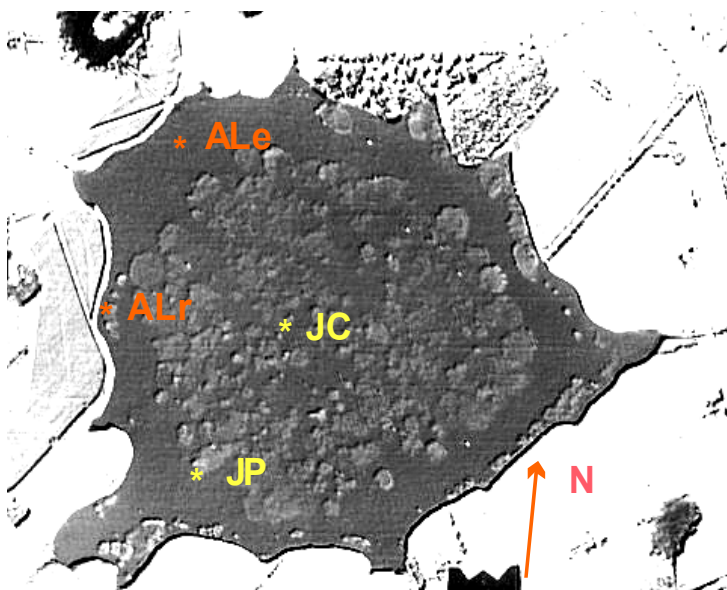


Fig. 2. Sitios de muestreo en la laguna Lacombe. Foto aérea (1984). Las manchas blanquecinas en el espejo de agua corresponden a los manchones de juncales.

>Sitios con juncales (sitios J)**Juncal Periferia (JP):**

Sitio de mayor exposición debido a su ubicación en el frente del juncal; baja densidad de ejes de junco. z_{media} : 228 cm; rango: 170-253,5 cm. (Fig. 3 Foto izquierda).

Juncal Central (JC):

Sitio correspondiente a la zona central de la laguna. Menor exposición debido a su posición dentro del juncal central; elevada densidad de ejes de junco. z_{media} : 225 cm; rango: 175,5-254 cm. (Fig. 3 Foto derecha).

>Sitios de aguas libres de juncales y con presencia de macrófitas sumergidas en la época de crecimiento (sitios AL)**Aguas Libres expuesto (ALe):**

Sitio de mayor exposición debido a su ubicación en la zona de aguas libres de juncales. z_{media} : 225 cm; rango: 160-255 cm. (Fig. 4 Fotos inferior y superior izquierdas).

Aguas Libres reparado (ALr)

Sitio cercano a la orilla, más somero. Menor exposición a los vientos, debido a su ubicación, detrás de un juncal. z_{media} : 122,4 cm; rango: 58-174,2 cm. (Fig. 4. Fotos a la derecha).



Fig. 3. Vista general del sitio JP (Foto izquierda; abril 2002) y vista general del sitio JC (Foto derecha; abril 2002) durante la época de menor densidad de macrófitas sumergidas.

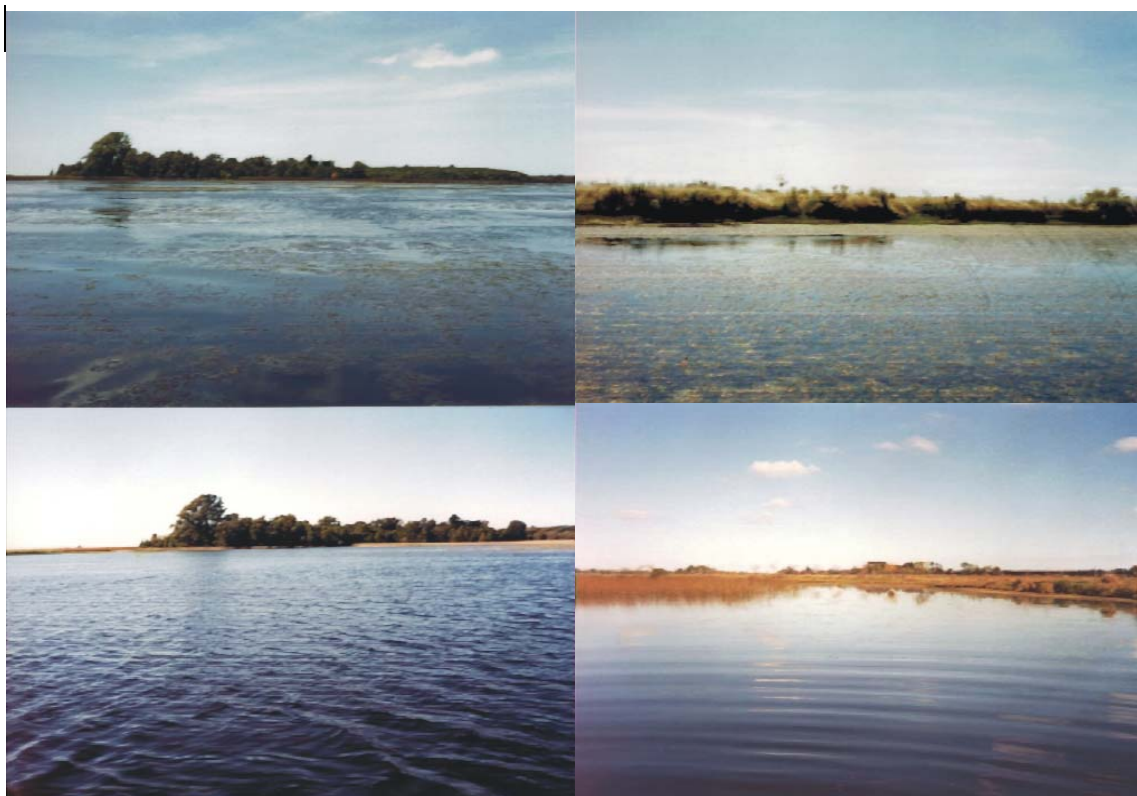


Fig. 4. Vista general de los sitios ALe (fotos a la izquierda) **y ALr** (fotos a la derecha). *Fotos superiores*: período con macrófitas sumergidas (enero 2002); *Fotos inferiores*: período con menor densidad de macrófitas sumergidas (abril 2002)

La variación espacial horizontal quedó representada por estos cuatro sitios, desde los puntos más lejanos a la orilla, JP y JC, luego ALe, hasta el punto más cercano a la misma, ALr. En cambio, la variación espacial vertical se analizó sólo en los sitios de mayor profundidad (JP, JC y ALe). En cada uno, se tomaron a distintos niveles de profundidad en el perfil, datos físico-químicos del agua y se recolectaron muestras de agua y de plancton para su posterior análisis.

Los muestreos se llevaron a cabo mensualmente a lo largo de un año, desde julio 2001 a junio 2002.

Variables climáticas

Los valores de precipitaciones medias mensuales se obtuvieron a partir de las mediciones realizadas en una pequeña estación meteorológica ubicada en un predio cercano a la laguna Lacombe.

Variables físicas y químicas del agua y los sedimentos**- Variables físicas y químicas del agua**

La altura hidrométrica se midió sobre una escala trazada en un tubo de PVC. La transparencia del agua se estimó con un disco de Secchi de 25 cm de diámetro.

Las variables temperatura, conductividad, pH, concentración de oxígeno disuelto y turbidez, se midieron *in situ*, utilizando un sensor multiparamétrico Horiba U10. De acuerdo con la estrategia de muestreo propuesta y con el fin de establecer relaciones entre las comunidades estudiadas (plancton y epifiton) y las variables ambientales a lo largo de la columna de agua, las lecturas se registraron a lo largo de un perfil, fijando cinco niveles de profundidad, en JP, JC y ALe. Los niveles se seleccionaron dividiendo la altura hidrométrica por cinco. Este procedimiento se realizó para cada fecha de muestreo. En ALr, debido a la escasa profundidad, las variables se tomaron sólo en forma subsuperficial.

Para los análisis químicos de laboratorio se tomaron, en el campo, muestras de agua de 1 litro, mantenidas en oscuridad y a 4°C, durante el trayecto del campo al laboratorio. A partir de cada muestra homogeneizada se obtuvieron para realizar los diferentes análisis, alícuotas que, según el ensayo fueron o no filtradas a través de filtros Whatman GF/C.

Las variables químicas estimadas en el laboratorio se detallan a continuación:

1) Sólidos en suspensión: se determinaron utilizando el método gravimétrico. Una alícuota de cada muestra homogeneizada se filtró a través de filtros Whatman GF/C previamente tarados. Los filtros se secaron en estufa durante al menos 96 horas a 70°C y se pesaron. La concentración de sólidos se determinó por diferencia de peso entre el filtro seco y su tara. Su concentración se expresó en *mg /l*.

2) Materia orgánica e inorgánica en suspensión: los filtros previamente utilizados para la medición de sólidos en suspensión se muflaron durante 4 horas a 550° C. La concentración de materia orgánica se obtuvo por diferencia de los pesos del filtro antes del muflado y luego del mismo. La concentración de materia inorgánica fue calculada por la diferencia de peso entre el filtro muflado y la tara. En ambos casos se expresó su concentración en *mg /l*.

3) Polifenoles solubles: su concentración se midió a través del método colorimétrico del reactivo Folin Ciocalteus-carbonato tartrato (APHA, 1995), utilizando alícuotas previamente filtradas. La densidad óptica se midió en cubeta de 1 cm de recorrido a 610 nm. La concentración se expresó en mg / l .

4) Sólidos totales disueltos: se estimó como la suma de concentraciones de los ocho iones principales (Na^+ , K^+ , Ca^{+2} , Mg^{+2} , Cl^- , SO_4^{-2} , HCO_3^- y CO_3^{-2}) (Fernández & Miretzky, 2004). Se expresó en mg/l

5) Sodio y potasio: las concentraciones de ambos iones se determinaron por fotometría de llama en alícuotas previamente filtradas. Las concentraciones fueron expresadas en $mg Na^+ / l$ y $mg K^+ / l$.

6) Dureza total, calcio y magnesio: la dureza total se determinó a través de la valoración con EDTA 0,01 M hasta viraje de color del indicador negro de eriocromo (APHA, 1995). La concentración se expresó en $mg CO_3Ca / l$. La concentración del Calcio se estimó a través de la valoración con EDTA 0,1 M y el viraje de color del indicador murexida, (APHA, 1995). Su concentración se expresó en $mg Ca^{+2} / l$. La concentración de Magnesio se calculó por diferencia entre la dureza total del agua y la concentración de calcio, (APHA 1995). Su concentración se expresó en $mg Mg^{+2} / l$.

7) Reserva alcalina total: se determinó realizando la titulación con ácido sulfúrico 0,02 N hasta el viraje de color del indicador mixto agregado a la muestra previo a la titulación (APHA, 1995). La concentración fue expresada en $mg CO_3 / l$.

8) Carbonatos y Bicarbonatos: sus concentraciones se calcularon a través del programa Cicles Biogeoquimics, versión 3.0/C (autor: Joan Armengol, Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universidad de Barcelona).

9) Cloruros: se estimó su concentración, a través de la valoración con NO_3Ag 0,1 M hasta el viraje de color de la muestra (APHA, 1995). La concentración se expresó en $mg Cl^- / l$.

10) Sulfatos: se determinó su concentración a través del método turbidimétrico, en alícuotas previamente filtradas. Las muestras fueron tratadas con HCl 0,5 N y un complejo de gelatina y $BaCl_2$. La densidad óptica se estimó a 400 nm en cubeta de 1 cm de recorrido. La concentración se expresó en $mg SO_4^{-2} / l$.

11) Fósforo total, Fósforo total disuelto y Fósforo total particulado: El fósforo total y su fracción total disuelta se determinaron colorimétricamente a través del método del molibdato amónico (APHA, 1995), utilizando alícuotas de agua sin filtrar y filtradas, respectivamente. Previamente al ensayo, se realizó una digestión con persulfato de sodio en cada alícuota empleada. La densidad óptica fue medida en cubeta de 1 ó 5 cm de recorrido, a 885 nm. La fracción total particulada se obtuvo por diferencia del fósforo total y la fracción total disuelta. Las concentraciones se expresaron en $\mu g P/l$.

12) Fósforo reactivo total, Fósforo reactivo soluble y Fósforo reactivo particulado:

El fósforo reactivo total y su fracción reactiva soluble se determinaron colorimétricamente por el método del molibdato amónico (APHA 1995), utilizando alícuotas de agua sin filtrar y filtradas, respectivamente. La densidad óptica fue medida en cubeta de 1 ó 5 cm de recorrido, a 885 nm. La fracción reactiva particulada se obtuvo por diferencia entre el fósforo reactivo total y la fracción reactiva soluble. Las concentraciones se expresaron en $\mu\text{g P / l}$.

13) Nitritos + Nitratos: para la determinación de la suma de ambos compuestos se utilizó la técnica de reducción con sulfato de hidrazina (APHA, 1995). Se midió la densidad óptica en cubeta de 1 cm de recorrido a 543 nm. La concentración se expresó en $\mu\text{g N / l}$.

14) Ión Amonio: Se realizaron los ensayos utilizando un kit de urea Wiener. Su concentración se expresó en $\mu\text{g N / l}$.

15) Sílice reactiva: su concentración se estimó a través del método del Molibdato de Amonio (APHA, 1995). Su abundancia se expresó en $\text{mg Si reactivo / l}$.

- Variables físicas y químicas de los sedimentos

El muestreo se realizó mediante la recolección con un corer, de dos muestras de sedimentos por cada sitio (Robinson, 1983). El dispositivo consta de un tubo transparente de acrílico con rosca y una estructura portadora desmontable, compuesta por caños epoxi también terminados en roscas y una válvula. Con este artefacto se pudieron obtener muestras desde la embarcación, sin perturbar los sedimentos, aún en los sitios más profundos. La operación comenzaba hundiendo lentamente el dispositivo, de 3 cm de diámetro ($7,07 \text{ cm}^2$ de superficie), en los sedimentos blandos. Una vez que se alcanzaban las capas de sedimentos más compactas, capaces de taponar el corer creando un efecto de vacío, el dispositivo era lentamente traído a superficie en posición vertical sin perturbar los sedimentos extraídos. Ya en la superficie, se colocaba un tapón de goma en el extremo libre del tubo de acrílico para no permitir la salida del material una vez desmontada la estructura portadora que había realizado el vacío hasta ese momento. Esto último se realizaba en un paso siguiente de la operación. El material colectado comprendió los dos primeros centímetros de sedimentos más parte del agua suprayacente (Bourne, 2000; Vadeboncoeur *et al.*, 2001). Este procedimiento se llevó a cabo mediante la succión de material con un pequeño tubo de plástico de 0,3 cm de diámetro conectado a una propipeta (Robinson, 1983). Las muestras se mantuvieron a 4°C y en oscuridad hasta su procesamiento en el laboratorio.

Dado el elevado contenido acuoso del material, se extrajeron alícuotas de volumen conocido de cada una de las muestras homogeneizadas para los análisis físico-químicos, destinándose el resto de la muestra para la estimación de clorofila *a* activa y cuantificación de las algas. Las variables químicas del sedimento analizadas en el laboratorio fueron:

1) Materia orgánica: se estimó a través de la determinación del peso seco libre de cenizas, por diferencia de los pesos del material secado en estufa durante por lo menos una semana a 80°C y el mismo material muflado a 550°C durante 4 horas (Hansson, 1992). Se expresó la concentración final en *mg Materia Orgánica / g peso seco de sedimentos*.

2) Fósforo total: su estimación se realizó a través del método de ignición de Andersen (1976) que involucró la digestión de material previamente muflado (utilizado en la determinación de la materia orgánica en sedimentos) con HCl 1N en caliente (APHA, 1995) y la posterior determinación colorimétrica de la fracción en solución por el método del molibdato amónico (APHA 1995). La densidad óptica se midió a 885 nm en cubeta de 1 cm de recorrido. Se expresó la concentración en $\mu\text{g P} / \text{g de peso seco de sedimento}$.

Con los datos de concentración de clorofila *a* activa del fitoplancton y las lecturas del disco de Secchi, se estimaron los coeficientes de extinción de la luz incidente, *E* (Scheffer, 1998, pg. 30; Van den Berg *et al.*, 1999) como:

$E = 0,81 + (0,016 \cdot \text{Conc. de clorofila fitoplanctónica}) + (0,46 \cdot \text{lectura del disco de Secchi})$.
Se expresó en m^{-1} .

Luego, se utilizaron estos coeficientes para la estimación de la profundidad de la zona eufótica (Z_{eu}) de acuerdo con Scheffer (1998, pg. 27) como:

$Z_{eu} = 4,6/E$. Se expresó en *m*

De esta forma, si el valor de la profundidad de la zona eufótica estimada para una fecha y sitio de muestreo era mayor que la profundidad (*z*) correspondiente en dicha ocasión de muestreo, se estimó que la luz alcanzaba el fondo. Así, se determinaron las condiciones relativas de luz sobre los sedimentos.

Ensamblajes algales

-Conceptos utilizados en el presente trabajo

Consideramos que un trabajo que involucre las diferentes comunidades relacionadas con un sustrato debe definir los conceptos a los que se adscribe. En la

presente investigación se han considerado las definiciones de perifiton y benton basadas en la dureza del sustrato, compiladas por Casco (1990):

Perifiton: “delgada capa biológica de la que se cubre, más o menos rápidamente, todo soporte sumergido” (Iserentant, 1987, en Casco, 1990).

Benton: Organismos que viven en un sustrato blando o disgregado.

Dentro del presente trabajo se examina con mayor profundidad a la parte productora de ambas comunidades y por lo tanto se emplearán los términos **fitoperifiton** y **fitobenton** para referirse a estas taxocenosis.

En Lacombe los soportes o sustratos duros disponibles en la laguna fueron las macrófitas sumergidas y las macrófitas emergentes y por ende las algas que estuvieron asociadas a estos sustratos fueron las que compusieron el fitoperifiton. De igual forma, el único sustrato blando disponible en la laguna fueron los sedimentos compuestos por partículas orgánicas e inorgánicas del fondo y por lo tanto en este estudio las algas, que habitan entre y sobre ellas fueron consideradas dentro del fitobenton.

Es común en muchos trabajos que las comunidades se nombren en relación al tipo de sustrato que ocupan: epilíton, epifiton, epipelón, epipsamón, etc. (Round, 1981). Dado que en Lacombe se encontró un solo tipo de sustrato tanto en el caso del perifiton como del benton, se utilizaron, también, los nombres derivados de esta clasificación: “**epifiton**” y “**epipelón**”.

También en esta tesis se utiliza el marco conceptual de Goldborough & Robinson (1996). Por lo tanto, cuando se trata su modelo se respetan las categorías en que estos autores separan a los ensamblajes algales. Las categorías epifiton y epipelón de estos autores no coinciden con los términos acuñados por Round (1981), ya que ellos sólo consideran incluida a la parte productora algal y no al conjunto de animales, hongos, bacterias entre otros, que sí incluye Round (1981). Dado que en el presente trabajo, se evalúa el ajuste de los datos al modelo conceptual desarrollado por estos autores, necesariamente deben aceptarse las categorías impuestas por los mismos, por lo menos en los apartados que tratan dicho tema. Además de estas diferencias, los autores también consideran dentro de su esquema al “metafiton” como una asociación de algas usualmente filamentosas que, originadas en el epifiton o en el epipelón, se sueltan de dichos sustratos y flotan merced a la producción de burbujas de oxígeno, de origen fotosintético, atrapadas en la trama de filamentos. Esta definición generalmente es utilizada por otros autores para el caso del “pseudoperifiton”, por ejemplo Weitzel (1979). Por otro lado este término es empleado por Goldborough & Robinson (1996) para designar a las algas fitoplanctónicas que se depositan en el epifiton. En función de la confusión de términos anteriormente señalada, cuando se

mencione el término “metafiton”, se especificará que se lo está utilizando *sensu* Goldsborough & Robinson, 1996.

- Epifiton sobre Schoenoplectus californicus (C.A. Mey.) Sójak

El muestreo se realizó en todas las fechas de colección, en los sitios JP y JC. Varios autores señalaron que los tallos y hojas más viejos y senescentes frecuentemente portan una biomasa y composición del epifiton diferente que los más jóvenes (Hutchinson, 1975; Goldsborough & Hickman, 1991). Asimismo, las plantas o partes más jóvenes poseen menor cantidad de epifitos debido al menor tiempo de presencia en el ambiente a lo largo del cual se pueda dar la colonización (Hutchinson, 1975). En el campo se verificaron ambas observaciones y por esta razón, los ejes recolectados se seleccionaron en función de su estado fisiológico y edad, siendo ejes verdes, sin lesiones evidentes de diámetro y longitud promedios (en comparación con los tallos del manchón muestreado) y con una porción no sumergida de un largo mínimo de 1 m. Se calculó que estos ejes permitieron un tiempo de colonización para los epifitos de entre 60 y 120 días, teniendo en cuenta que su tasa de crecimiento se calcula en 3 cm diarios (Tur & Rossi, 1976). Se tomaron dos vástagos (Roos, 1983) para la realización del análisis cuali-cuantitativo y otros dos para la determinación de la concentración de pigmentos fotosintéticos de epifitos. En ambos casos se extrajeron secciones de 7 cm de largo, obteniéndose un perfil discontinuo. La primera sección se cortó a partir del primer centímetro por debajo de la superficie del agua (zona de influencia de oleaje). Por debajo se extrajo la segunda sección y a los 7 cm, la cuarta, con el fin de tener mejor representadas en el perfil las porciones más superficiales, generalmente sujetas a una mejor disponibilidad de luz. En adelante, se extrajeron las porciones cada 14 cm, hasta la sección 16, que en la mayoría de las fechas comprendió la profundidad hasta la cual se desarrolló la comunidad. De esta forma, se obtuvo un perfil vertical compuesto por las secciones (S) S1, S2, S4, S7, S10, S13 y S16 (Fig. 5). Los dos trozos provenientes de ejes diferentes pero de igual sección que componían cada muestra fueron colocados en un frasco limpio con agua potable y mantenidos a 4°C y en oscuridad durante el trayecto desde el campo al laboratorio.

La determinación de las concentraciones de clorofila “a” activa y de feopigmentos se realizó a través de su extracción con acetona al 90 % y por medio de las lecturas espectrofotométricas a 750 nm y 665 nm antes y después de la acidificación con HCl 0,1 N. (APHA, 1995). Previamente, el material fue separado de su sustrato mediante el raspado con un cubreobjetos (Aloi, 1990). El cubreobjetos garantiza que el raspado sea suave debido a que a mayor presión se rompe. Luego,

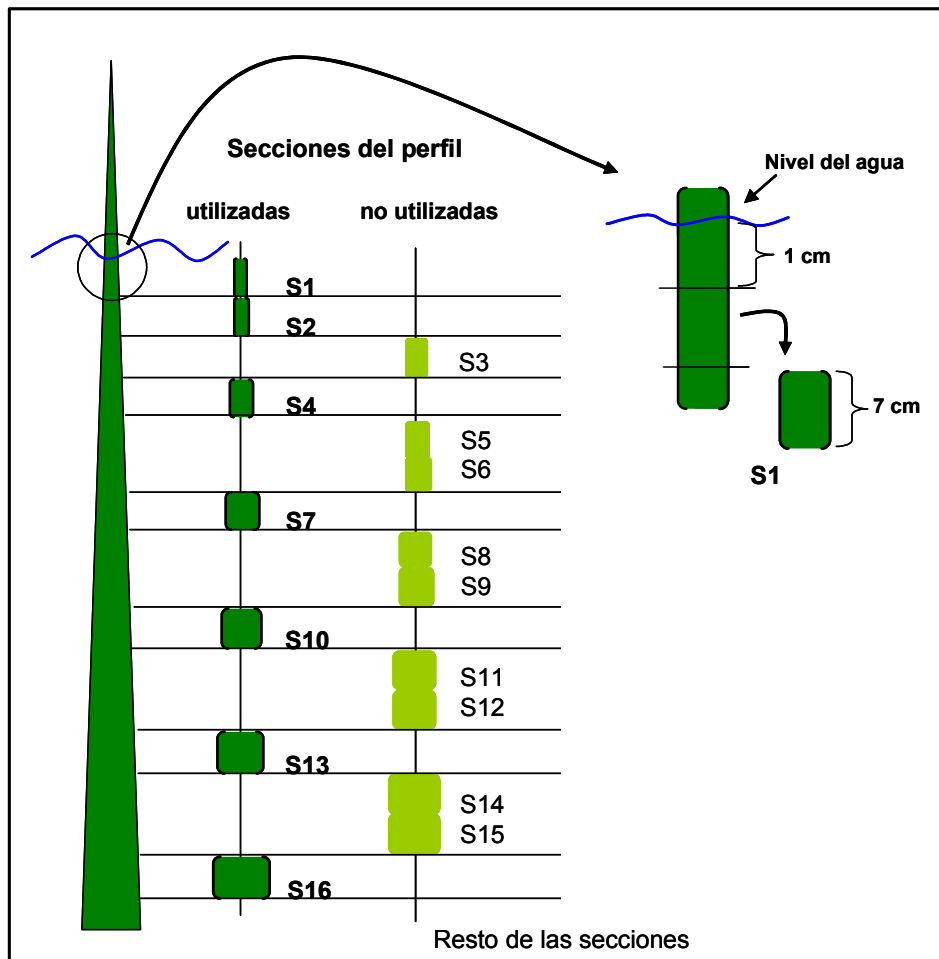


Fig. 5 Colección de muestras de epifiton sobre *S. californicus*. S=sección; utilizadas= secciones usadas en el presente trabajo; no utilizadas = secciones no empleadas para la realización del presente trabajo.

se filtró a través de filtros Whatman GF/C, colocándose luego en el freezer hasta su procesamiento (APHA, 1995). Se constató mediante la observación al microscopio que el raspado del material no haya involucrado el arrastre de partes de la epidermis de la planta vascular. También se verificó la eficiencia del método de raspado realizando con un cutter el levantamiento de la epidermis de junco, observándola, después, al microscopio. Este método fue eficiente, quedando en superficie, en pequeñas irregularidades, no más de 10 organismos por mm^2 . La concentración de pigmentos del epifiton sobre junco se expresó con respecto a la superficie de sustrato en $\mu\text{g} / \text{cm}^2$ merced a la utilización de la fórmula de Lorenzen (1967) modificada para organismos epifitos (Varela, 1981):

$$\text{Concentración de clorofila a activa} = (A * K * (665o - 665a) * v * 10) / L * S$$

$$\text{Concentración de feopigmentos} = (A * K * ((R * 665a) - 665o) * v * 10) / L * S$$

A=coeficiente de absorción de la clorofila (=11); **K**=factor de corrección (=2,43); **R**=Máxima relación de densidades ópticas de la razón 665°/665ª en ausencia de feopigmentos (=1,7); **10**=Factor de conversión a m²; **v**=volumen del extracto; **L**=Longitud de recorrido de la cubeta del espectrofotómetro; **S**=Superficie raspada; **665o**= Absorbancia a 665 nm antes de la acidificación con HCl 0,1 N; **665a**=Absorbancia a 665 nm luego de la acidificación con HCl 0,1 N. La fórmula expresa los resultados en mg/m². Dividiendo estos valores por 10 se obtiene la conversión a µg / cm²

Además se calculó un índice de pigmentos como una estimación aproximada de la condición fisiológica de las algas (Ramírez, 2005): **(conc. clorofila a activa / (conc. clorofila a activa + feopigmentos)) * 100**, expresando los resultados como porcentajes (%).

Las muestras destinadas al análisis cuali-cuantitativo, constituídas por el epifiton más el sustrato, se fijaron con formol al 5% (APHA, 1995) en el laboratorio. Según la complejidad que la comunidad exhibiera, se utilizaron diferentes métodos para realizar la cuantificación. En aquellas muestras que tuvieron comunidades uniestrato se llevó a cabo la observación y descripción de su fisonomía bajo lupa a 500x y luego se rasparon con un cubreobjetos, depositando el material en una cápsula de Petri. El extracto obtenido se colocó en un frasco donde se lo dejó sedimentar durante por lo menos 2 días. Se extrajo con una pipeta el sobrenadante, dejando, en esta forma, una densidad de material conveniente para el conteo. El análisis cuantitativo se llevó a cabo de acuerdo a Guillard (1978) utilizando una cámara de Sedgewick-Rafter de 200 µl. Las alícuotas se extrajeron de la muestra homogeneizada con ayuda de un agitador. En el caso de comunidades multiestrato, el homogeneizado resultó imposible dado el entrelazamiento de los organismos filamentosos de gran porte al ser agitados. En estas muestras se procedió, primeramente, a identificar bajo lupa (magnificaciones x120 y x250) diferentes fisonomías de la comunidad, calculando al mismo tiempo el porcentaje de área del trozo de junco ocupada por cada una de ellas. Luego, con una pinza de punta fina se tomó una porción de área conocida de cada fisonomía y con cada porción se realizó un preparado entre portaobjetos y cubreobjetos (Semina, 1978). La densidad de individuos total y de cada especie por unidad de superficie (ind./cm²) se calculó en cuatro pasos: a) se extrapoló el número de los individuos total y por especie presentes en la superficie observada al microscopio, al área extraída para la muestra; b) se extrapoló el número de individuos presentes en el área extraída, a la superficie ocupada por la fisonomía analizada; c) se sumaron los individuos hallados en todas las fisonomías, resultando en la cantidad total de organismos en el trozo de junco; d) se dividió esta cantidad por la superficie total del trozo de junco

examinado para obtener el valor de individuos totales y de cada especie por unidad de superficie (ind./cm^2) (Fig. 6).

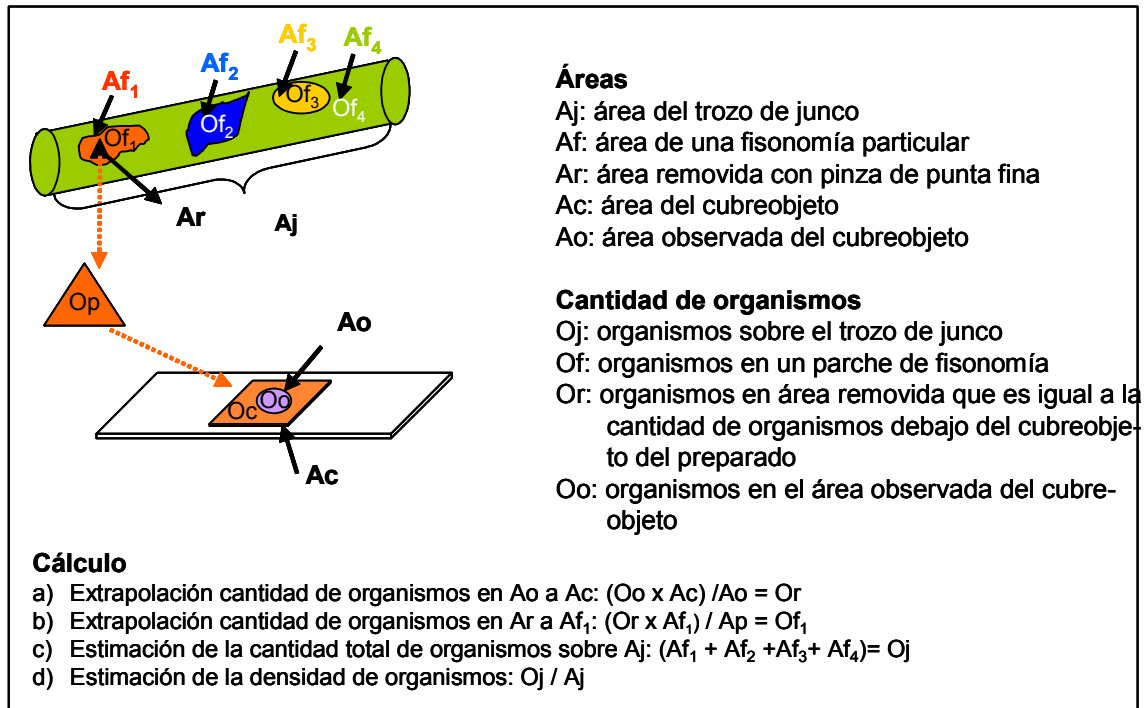


Fig. 6. Método para el conteo de taxocenosis multiestrato sobre junco

En el caso de las comunidades uniestrato el conteo con cámara de Sedgewick-Rafter involucró la observación de campos al azar (Rott, 1981), cuya cantidad estuvo determinada por el área mínima para cada muestra (Modenutti & Balseiro, 1995). Se utilizaron mayores aumentos (400 x) para la contabilización de organismos pequeños (hasta 40 μm) y magnificaciones menores (200 x) para la estimación de organismos mayores (Semina, 1978; Cattaneo, 1987, Rott, 1981). En el caso de las cuantificaciones de comunidades multiestrato, realizadas entre portaobjetos y cubreobjetos (de 1,8 x 1,8 cm), se observaron fajas a 400x y 100x, examinando no menos del 50% de la superficie del preparado. Con estas técnicas, se contabilizaron más de 400 individuos en todas las ocasiones, lo cual aseguró un error de conteo menor al 10% (Lund *et al.*, 1958).

La superficie raspada de los trozos de junco se estimó midiendo el largo y los diámetros mayor y menor de los trozos utilizados, aplicando luego la fórmula de superficie del cono truncado. En las muestras en las que se removieron con pinzas, porciones de las diferentes fisonomías, la superficie removida se midió con regla (0,5 mm de precisión) bajo lupa a 500x y posteriormente se calculó la superficie total de la sección de junco como se ha descrito.

La densidad de las especies de algas se expresó en *individuos / cm²*, tomando en consideración a los organismos coloniales y filamentosos como un individuo. En el

caso en que la delimitación de estos tipos de talos fuera difícil, se estableció una “unidad de conteo natural” (Acker, 2002), es decir, un número de células mínimo en una colonia o una longitud promedio de filamento a partir del cual se contabiliza un organismo. Se consideraron como individuos viables a aquellos que presentaron contenidos internos, como cloroplastos y otras organelas, o bien células pigmentadas en el caso de las cianofitas (Burkholder & Wetzel, 1989).

Durante la cuantificación también se midieron ejemplares para calcular el biovolumen promedio por taxa. Cuando las especies presentaron un rango de tallas amplio (por ejemplo, el Complejo *G. gracile*-*G. parvulum*), se calcularon los biovolúmenes tomando en cuenta clases de tamaño (Rott, 1981). Los biovolúmenes promedio de cada especie se estimaron utilizando las medidas recolectadas a lo largo de todo el muestreo, con excepción de muestras en las que se observara un cambio marcado de tallas, por ejemplo las células de *Spyrogyra spp.* más pequeñas en las muestras de marzo de 2002. Además, se calculó el biovolumen promedio por individuo ($\mu\text{m}^3/\text{ind.}$) dividiendo los promedios en el perfil del biovolumen total y la densidad total.

La identificación y determinación de los taxa se realizó con base en la siguiente bibliografía: Anagnostidis & Komarek (1988 a y b), Bourrelly (1970, 1972, 1981), Cox (1996), Croasdale *et al.* (1983), Desikachary (1959), Dussart (1966), Ettl, (1978), Frémy, (1930), Geitler (1932), Germain (1981), Hindák (1977, 1980, 1984, 1988, 1990), Huber-Pestalozzi (1955, 1961, 1968), Kómarek & Anagnostidis (1986, 1989, 1998, 2005), Kómarek & Fott (1983), Kramer & Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991), Lopretto & Tell (1995), Prescott *et al.* (1975, 1977), Prescott *et al.* (1981), Prescott *et al.* (1982), Printz (1964), Randhawa, (1959), Tell (1985), Tell & Conforti (1986), Tiffany (1937). En casos puntuales se consultó además bibliografía específica del grupo.

En el caso particular de las diatomeas, la identificación involucró además, la limpieza de las muestras por el método del peróxido de hidrógeno (Prygiel & Coste, 2000) y su posterior preparación para su observación al microscopio óptico y al microscopio electrónico de barrido (MEB, modelos JEOL JSM T100 y JEOL JSM 6360 LV, disponibles en el Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido del Museo de La Plata). En el primer caso se hicieron preparados fijos en NaphraxTM y en el segundo, se montaron alícuotas del material en tacos de vidrio.

Los cálculos de la concentración de clorofila *a* activa epifítica por área lagunar (Fig. 7) involucraron: a) la multiplicación del área de cada sección por 2 en el caso de las secciones S2 y S4, y por 3 en el de las secciones S7, S10, S13 y S16. Con esto se estimó la superficie a la cual podía extrapolarse el contenido clorofílico de cada sección, dado que las muestras se habían extraído en un perfil discontinuo (es decir, la concentración estimada en S7 en realidad representó también a los valores de S6 y

S8, conformando entonces estas tres secciones un estrato con una cantidad de clorofila particular, mientras que S2 y S4 representan dos secciones cada una); b) cálculo del contenido clorofílico en cada estrato; c) suma de los contenidos clorofílicos de cada estrato resultando en una cantidad de clorofila por eje; d) multiplicación de la cantidad de clorofila por eje por la densidad de ejes de junco por metro cuadrado de laguna (la evaluación de cantidad de ejes en cada sitio y fecha se explica posteriormente en el apartado sustratos vivos, macrófitas emergentes). La clorofila a activa por área de laguna fue expresada en $mg/m^2 laguna$

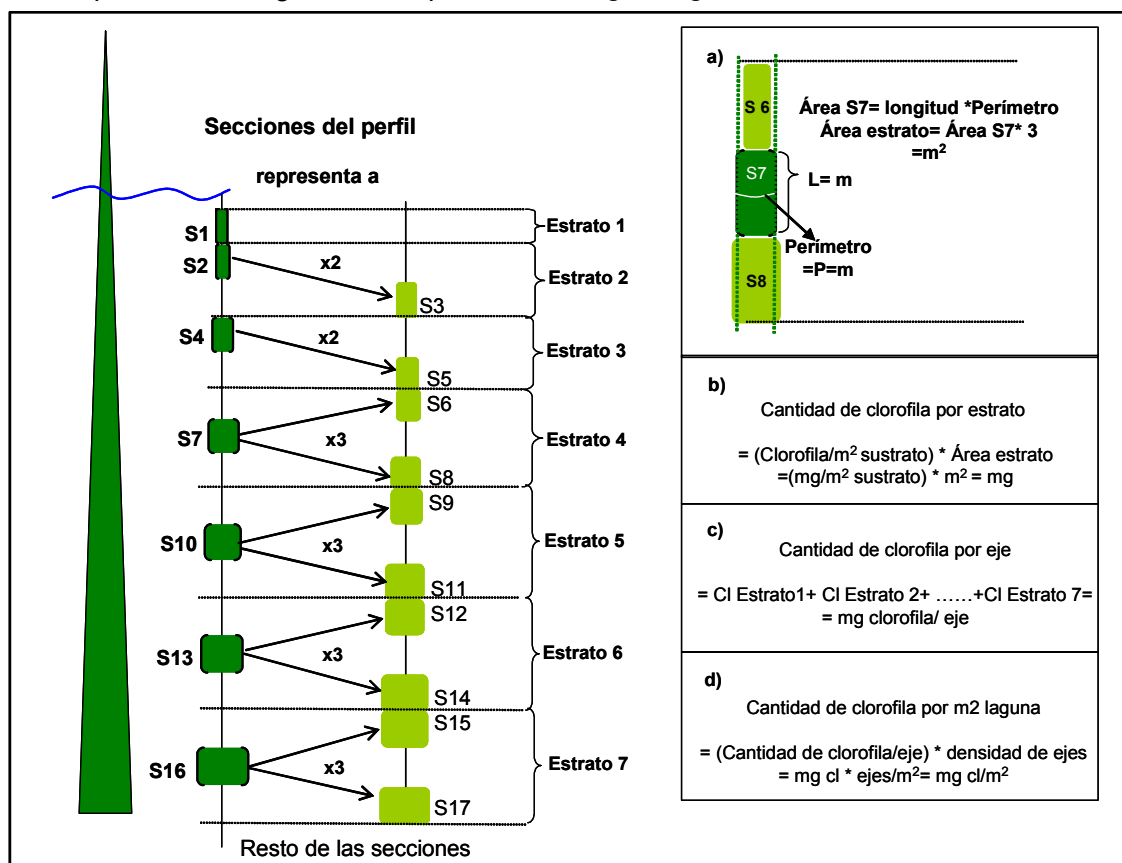


Fig. 7. Concentración de clorofila epifítica por área lagunar. Detalle de los pasos seguidos y los cálculos realizados para su estimación (explicación en el texto)

-Epifiton sobre macrófitas sumergidas

En los cuatro sitios seleccionados se colectaron muestras de *Myriophyllum quitense* Kunth y/o de *Stuckenia striata* (Ruiz et Pavon) Holub. Se tomaron dos ejes al azar del manchón de macrófitas sumergidas en el punto de muestreo. De cada uno se cortaron dos porciones de 10 cm de longitud, una superior a cinco cm por debajo de la zona apical y otra inferior contigua. Cada porción fue colocada en un frasco limpio con agua potable y mantenidos a 4°C durante el trayecto desde el campo al laboratorio. Las cuatro muestras se destinaron a la determinación de pigmentos fotosintéticos en el epifiton.

La estimación de la clorofila *a* activa de los epífitos sobre macrófitas sumergidas se realizó siguiendo los mismos pasos que en el caso del epifiton de junco: raspado (Aloi, 1990) y filtrado, congelamiento y extracción con acetona 90% (APHA, 1995). Se procedió, primero, cortando las hojas de los tallos en una cápsula de Petri (CP 1) con agua potable, al abrigo de la luz. Luego, se rasparon con sumo cuidado usando el cubreobjetos, cada hoja (por el haz y el envés) y la superficie de los tallos. El raspado se realizó utilizando un cubreobjetos y depositando el material en otra cápsula de Petri (CP 2). Se realizó la operación en el menor tiempo posible para evitar la degradación de los pigmentos de los epífitos. Una vez raspadas todas las partes se filtró el extracto de la cápsula de Petri (CP 2) y se lavaron con agua potable los trozos de macrófita en la cápsula de Petri (CP 1). El agua resultante del lavado se filtró junto con el extracto de la CP 2. Durante el proceso de filtrado, mientras las partículas estaban en suspensión, se quitaron los escasos restos de macrófitas que pudieran quedar. Luego se congeló el filtro para la extracción posterior con acetona 90%. Los trozos raspados de macrófita se secaron a estufa a 105° C durante por lo menos 72 hs. determinándose luego su peso seco. Así se obtuvieron concentraciones de clorofila expresadas por peso seco de macrófitas ($\mu\text{g cl } a / \text{g de peso seco}$). Por otro lado para realizar comparaciones con las concentraciones de pigmento de los epífitos sobre junco fue necesario estimar las concentraciones por superficie de sustrato. Debido a la dificultad en medir la superficie de hojas y tallos de las macrófitas sumergidas se procedió a estimar dicha área en forma indirecta a través del peso seco de los trozos raspados, para cada especie de planta. La ecuación que relacionó la superficie y el peso seco de las macrófitas se calculó a partir de la medición minuciosa de ambas variables en una serie de hojas y tallos de diferentes tamaños (por lo menos 10 de cada talla). Los tallos de mayor tamaño se midieron con un calibre. Los tallos más pequeños se fotocopiaron ampliados al 274%, midiéndose sobre estas copias los diámetros correspondientes y transformando luego los datos según un factor de reducción. Las hojas también fueron fotocopiadas en forma ampliada (274%). Sus siluetas fueron recortadas, secadas en estufa y luego pesadas. Su superficie fue calculada comparando sus pesos con los pesos de siluetas patrón (cuadrados) recortadas en el mismo tipo de hoja de papel y de superficie conocida. Tanto de los tallos como de las hojas, a partir de los cuales se generaron las siluetas, se estimó posteriormente su peso seco (secado en estufa durante 48 hs.) Con los datos de superficie obtenidos para cada porción y el peso seco, se calculó una recta de regresión, con la cual poder estimar la superficie de un determinado trozo de macrófita a partir de su peso seco. En el caso de *Stuckenia striata*, la recta de regresión arrojó los siguientes coeficientes: $a=4,2797$; $b=128,9076$; $r^2= 0,71$. En el caso de

Myriophyllum quitense, la recta de regresión tuvo los siguientes coeficientes: $a=-8,82$; $b= 1230$; $r^2= 0,43$.

La estimación de la concentración de clorofila por área lagunar comprendió los siguientes pasos:

a) Cantidad de vástagos por unidad de área. Se realizó a través de un experimento sencillo en el laboratorio en el cual se colocó un vástago en un tubo con agua de red, estimándose el área, ocupada en la superficie del agua. Se midieron un mínimo de 30 vástagos y se calculó el área promedio.

Los resultados de este experimento se extrapolaron al porcentaje de cobertura de las macrófitas sumergidas estimado en el campo a partir de parcelas de 1 m² de superficie en cada sitio y fecha (como se describe en el ítem: "Evaluación de los sustratos vivos"). El porcentaje fue multiplicado por 1/100 para transformarlo a la unidad m². Se confirmó la posición vertical de los ejes en el campo observando fotos de cada sitio y fecha. Sólo durante enero y febrero las partes terminales de las plantas se posicionaron en forma paralela a la superficie del agua, por lo que los valores de producción areal podrían haber sido subestimados en esos meses.

b) Estimación de la relación entre el área de un trozo de planta y su peso seco. Dado que las concentraciones de clorofila también se calcularon por peso seco del trozo de macrófita raspado, esta relación posibilitó la estimación del contenido de clorofila en un trozo de longitud determinada (20 cm) para cada fecha, es decir la cantidad de clorofila *a* activa por eje de planta.

c) Concentración de clorofila por área lagunar. Se multiplicó el contenido clorofílico estimado por eje por la cantidad de ejes por unidad de área.

-Epipelon

Cada muestra tomada con corer fue homogeneizada para extraer una alícuota de 10 ml para la estimación de clorofila *a* activa. Para ello se volvió a utilizar el tubo de 0,3 cm de diámetro usado para tomar la muestra a partir del corer en el campo. Cada alícuota se filtró a través de un filtro Whatman GF/C, eliminando durante el filtrado el material no deseado (por ejemplo: trozos de macrófita). Luego se colocaron los filtros en *freezer* hasta su procesamiento con acetona 90% (Hansson, 1988 b; Bourne 2000). Se realizaron lecturas espectrofotométricas a 750 nm y 665 nm antes y después de acidificar con HCl 0,1 N (APHA, 1995). La concentración de clorofila se expresó en $\mu\text{g clorofila } a / \text{cm}^2$ según la fórmula de Lorenzen (1967) modificada por Varela (1981) y luego de su conversión de mg/m^2 a $\mu\text{g/cm}^2$. También en este caso se calculó el índice de pigmentos de forma similar a lo realizado para el epifiton de junco

La cuantificación de organismos se llevó a cabo sobre alícuotas fijadas con formol al 5 % (APHA, 1995). Dada la gran cantidad de material orgánico e inorgánico, la muestra fue diluida o concentrada en función de los individuos observados en una primera inspección visual (Acker, 2002). El conteo se realizó sobre volúmenes de 50 μ l tomados de la alícuota homogeneizada con agitador y colocados entre un portaobjetos y un cubreobjetos de 1,8 x 1,8 cm (Semina, 1978). La densidad de organismos se estimó observando campos al azar (Rott, 1981) a una magnificación de 600x para la contabilización de organismos pequeños (menores a 40 μ m), así como también mediante la exploración a una magnificación de 200x para la estimación de organismos mayores (Semina, 1978; Rott, 1981). El número de campos al azar observados estuvo determinado por el área mínima (Modenutti & Balseiro, 1995) y las curvas de densidad resultantes para las tres especies más abundantes. La densidad de organismos se expresó en *individuos / cm²*. Las consideraciones aplicadas al epifiton de junco con respecto a la delimitación de organismos coloniales y filamentosos y la viabilidad de individuos también fueron tenidas en cuenta en las cuantificaciones de este ensamble.

En todos los casos, la superficie representada por cada alícuota destinada a conteo se estimó a través de su peso húmedo y el porcentaje que representa con respecto al peso fresco total de la muestra. Dicho porcentaje se extrapoló al total de la superficie dada por el diámetro del corer, obteniendo así una medida de la cantidad de superficie muestreada con cada alícuota. Este método es similar al usado por Bourne (2000), a excepción de que este autor utiliza volúmenes en vez de pesos para establecer los porcentajes de área representados por las alícuotas extraídas.

La identificación de los taxa también se llevó a cabo utilizando la bibliografía ya citada. Asimismo, en el caso de la limpieza y montaje de muestras para la identificación de las diatomeas, se siguieron los procedimientos descritos en el caso del epifiton de junco con la diferencia de que luego de colocar las alícuotas sobre un taco de vidrio, éstas se metalizaron con oro-paladio (metalizador JEOL JFC 1100)

Con la información obtenida acerca de la composición específica y abundancia de las taxocenosis algales planctónica, epifítica y béntica se discriminaron los componentes de cada fracción que se depositaron sobre los sedimentos o que eran habitantes del mismo. Para cada fracción se calcularon los biovolúmenes de cada taxón de forma similar a lo realizado con respecto al epifiton de junco. En particular, para la porción epipélica propiamente dicha se calculó además el biovolumen promedio por individuo (μ m³/ind), dividiendo el biovolumen de la fracción en cada fecha por la densidad de algas bénticas correspondiente.

La estimación de la concentración de clorofila *a* activa por área lagunar del epipelon sólo involucró la multiplicación por 10 para realizar el cambio de unidades desde $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ a mg/m^2 . La concentración de este pigmento relativa a la fracción epipélica se estimó a través de su ponderación por el porcentaje de biovolumen total representado por los valores de biovolumen de la fracción en cuestión para cada fecha.

-Plancton

Los datos de composición y riqueza específica, concentración de clorofila por volumen y por área lagunar así como de densidad total y densidad específica de individuos fueron gentilmente cedidos por Dra. Lía Solari, Dra. María Elicia Mac Donagh y Lic. Gonzalo Ruiz. Las muestras fueron colectadas en el campo utilizando una pequeña bomba y una manguera, para tomar agua en el perfil vertical. Estas muestras se extrajeron simultáneamente, y a los mismos niveles de profundidad, con los de los análisis químicos. Las muestras para análisis cuantitativos se fijaron con lugol.

La extracción de los pigmentos se realizó con acetona 90% y las lecturas a 665 nm y 750 nm antes y después de acidificar (APHA, 1995). Las concentraciones se calcularon a través de la fórmula de Lorenzen (1967) y se expresaron en $\mu\text{g}/\text{l}$

Los recuentos se realizaron bajo microscopio invertido siguiendo el método de Uthermol de acuerdo con Lund *et al.* (1958), identificando las distintas especies con la bibliografía anteriormente citada.

La estimación de los aportes de la biomasa fitoplanctónica a la biomasa algal total se realizaron a través de la integración en la columna de las concentraciones de clorofila *a* activa mediante la fórmula de Walshby (1997) y su extrapolación a una superficie de 1 m^2 .

Evaluación de los sustratos vivos: macrófitas emergentes y sumergidas

- Macrófitas emergentes: Schoenoplectus californicus (C.A. Mey.) Sójak

A pesar de ser una planta frecuente en los cuerpos de agua pampeanos, los estudios acerca de aspectos ecológicos, fisiológicos e incluso de utilización por el hombre son escasos. En el hemisferio norte, el taxón presenta un crecimiento activo durante el verano, y es considerado como una especie con una tasa de crecimiento moderado (NERCS, 2007). En sistemas lóticos, estuariales y lénticos en nuestro país se halló que el desarrollo de la biomasa de la especie, expresada en $\text{g peso seco}/\text{m}^2$

tiene una tendencia estacional, con un aumento en la primavera y el verano, de septiembre a enero. (Pastore, 1991; Tur & Rossi, 1976). El período reproductivo de esta especie suele extenderse desde la primavera, cuando se produce la floración y hasta el otoño con la fructificación y producción de semillas (Stevens & Hoag, 2007; Tur & Rossi, 1976).

Todas estas observaciones fueron verificadas durante los trabajos de muestreo a través de las variables medidas en el campo. Para estimar la densidad de ejes se utilizaron parcelas cuadradas de 1m^2 , delimitadas por tres de sus lados con tubos de PVC marcados con escalas graduadas (APHA, 1995). En cada fecha se contabilizaron como mínimo 10 parcelas en el área de cada sitio de muestreo, evaluándose la fenología de los ejes. Primero se discriminó entre vástagos, *senescentes* (parcialmente secos o necrosados hasta ejes totalmente secos en pie) y *no senescentes* (aquellos que presentaran color verde y no tuvieran lesiones evidentes). Luego se estimó la densidad de juncos con flores o con fructificación. Finalmente, se realizaron otras observaciones como por ejemplo indicios del ataque de hongos o roturas producidas por aves o por actividades pesqueras llevadas a cabo en la laguna.

La superficie disponible para la colonización del epifiton por eje se estimó a través de la fórmula del cilindro, tomando en cuenta los diámetros de los trozos de junco (utilizados para el conteo de epífitos y la estimación del contenido clorofílico) de las secciones ubicadas en la mitad de la profundidad de cada fecha. Este valor fue posteriormente multiplicado por la densidad de ejes para obtener la superficie colonizable por 1 m^2 de laguna.

- Macrófitas sumergidas

.El período de crecimiento de *Potamogeton pectinatus*, así como la floración y fructificación se observa durante la primavera y el verano (Yeo, 1985). En cuanto a *Stuckenia striata*, Tur (1982) observa la floración y fructificación para el mismo período.

Respecto a *Myriophyllum quitense*, la bibliografía es escasa por lo que se han tenido en cuenta los datos acerca de otras especies de este género, como por ejemplo *M. spicatum*. Smith *et al.* (2002), indican que el mayor desarrollo de estas plantas se da durante la primavera, período en el cual también comienza la reproducción. Relacionado con el final de la etapa reproductiva, se produce la declinación de los manchones, pudiéndose observar la autofragmentación de las plantas (Smith *et al.* 2002). *M. spicatum* suele crecer como plantas pequeñas capaces de vivir suspendidas en el agua pero que tienen raíces con las cuales fijarse al sustrato cuando las

condiciones favorables se reestablecen (Washington State Department of Ecology, 2007).

De forma similar que en el caso del junco, estas observaciones pudieron ser verificadas en el campo a través de la medición de diferentes variables. El porcentaje de cobertura total y de cada especie fue estimado en una parcela de 1m² delimitada por tres de sus lados con tubos de PVC, marcados con una escala graduada. Se evaluaron por lo menos 10 parcelas en el área de cada sitio de muestreo. Al mismo tiempo se registró la profundidad a la que se encontraban los ápices de las plantas para estimar la altura de la columna de agua ocupada. En los casos en que se presentó dificultad para observar a las macrófitas debajo del agua debido a la escasa transparencia, se determinó su presencia mediante el barrido de la zona con un anzuelo o robador de tres puntas.

Se registraron además, las características fenológicas de las plantas, tales como su estado fisiológico (a través del color, consistencia, indicios de ataque de hongos y/o bacterias, etc.), longitud aproximada de los tallos y presencia de flores o frutos.

En el caso de algunos análisis se utilizó la variable “*volumen ocupado por macrófitas*” calculada como: **=área de cobertura de macrófitas (m²) * altura de la columna ocupada con ellas (m)= m³**. Esta se derivó de la variable Plant Volume Infested (PVI; Burks *et al.*, 2001), la cual calcula el volumen ocupado por las plantas multiplicando el porcentaje de cobertura por la longitud de columna ocupada y dividiendo por la profundidad. En nuestro caso, las plantas alcanzaron o estuvieron cerca de la superficie por lo que el PVI era similar al porcentaje de cobertura, no aportando nueva información a los análisis.

Análisis estadístico de los datos

Se utilizaron los siguientes paquetes estadísticos: SPSS 14.0 1 (SPSS Inc., 2005), MVSP 3.12 (Kovachs, 2001) y PRIMER 5.2.9. (Primer Ltd., 2001)

Para realizar el tratamiento estadístico de los datos se utilizaron tanto tests paramétricos como no paramétricos. En el caso de los primeros, se verificaron las distribuciones de las variables, constatándose que fueran normales a través de los tests de *Shapiro-Wilks W*, *test de Kolmogorov-Smirnov* (en conjunto con la tabla de valores críticos de Lilliefors), y el *test Ji-cuadrado*. Para calcular los tres se usó el programa SPSS 14.0. La mayor parte de las variables fueron transformadas utilizándose en general las fórmulas: log (x+1), raíz cuadrada (x+1) o raíz cuarta.

En el primer apartado, varias relaciones entre las variables se evidenciaron a

través de correlaciones no paramétricas (Coeficiente de correlación por rangos de Spearman, r_s , calculado con el SPSS 14.0). Este mismo coeficiente es el que se utilizó en otros análisis no paramétricos *Analysis of similarities* (ANOSIM; traducido como Análisis de Similitudes) del paquete estadístico PRIMER 5.2.9. Este *test*, basado en cálculos de permutaciones simples aplicados a una matriz de similitud que utiliza como índice al coeficiente de correlación por rangos de Spearman (r_s) (Clarke *et al.*, 2001), se usó para discriminar diferencias tanto espaciales como temporales en las variables ambientales y la biomasa de macrófitas sumergidas y el fitoplancton.

Los resultados de los ANOSIM se compararon con la disposición de las muestras en gráficos resultantes de una ordenación no métrica multidimensional, Multidimensional Scaling (MDS), calculada también con el programa PRIMER 5.2.9. Una vez discriminadas las variables que determinaron direcciones de variación se tomaron aquellas con distribución normal y se realizaron Análisis de Componentes Principales (ACP) para observar la ordenación de las muestras en función de estas variables seleccionadas. Este análisis se realizó con el MVSP 3.12.

En el apartado relativo al epifiton, las diferencias temporales y espaciales también fueron discriminadas a través de análisis ANOSIM y las ordenaciones de muestras pertenecientes a análisis MDS. Particularmente en el caso de las diferencias en el perfil de las variables descriptoras, se realizaron análisis multivariantes MANOVA calculado con el programa SPSS 14.0.

Los datos de densidad y biovolumen de especies se utilizaron para discriminar especies que fueran características de una u otra fase contraste en la laguna. Ello se llevó a cabo a través de un test no paramétrico *Similarity Percentages* (SIMPER) basado en los porcentajes de la similitud o disimilitud promedio aportado por cada especie a la segregación o no de un grupo en particular. Este análisis, realizado con el paquete PRIMER 5.2.9, utiliza como índice de similitud, el coeficiente de Bray-Curtis.

Una vez determinadas las diferencias espaciales y temporales (y en este último caso, las especies que contribuyeron en mayor medida a la separación en grupos) se verificaron a través de un análisis de regresión y de un análisis no paramétrico BIO-ENV, las relaciones entre las variables descriptoras del epifiton y las variables específicas con las variables ambientales, respectivamente. El análisis de regresión se realizó entre los scores de las muestras obtenidas a partir de un Análisis de Componentes Principales (ACP) calculado en base a variables ambientales y de sustrato seleccionadas y cada una de las variables descriptoras del epifiton (con excepción de la eficiencia fotosintética y la equitabilidad). Todos estos análisis se llevaron a cabo con el programa SPSS 14.0. El procedimiento BIO-ENV incluido en el paquete estadístico PRIMER 5.2.9, se basa en la selección del subgrupo de variables

ambientales que maximiza la correlación por rangos entre las matrices de similitud ambiental y la de las especies. En el presente trabajo se utilizaron tanto los datos de densidad como de biovolumen de las especies, transformadas (raíz cuarta) para construir las matrices de similitud basadas en el coeficiente Bray-Curtis. La matriz ambiental fue realizada utilizando el coeficiente de distancia euclidiana normalizada y variables transformadas en los casos necesarios.

Para el caso del epipelon, al igual que en el caso del epifiton, las diferencias espaciales pero sobre todo las temporales del epipelon fueron evaluadas a través de análisis ANOSIM y MDS, calculados con el paquete estadístico PRIMER 5.2.9. En aquellos casos en los que las variables fueron normales y cumplieron con el supuesto de homogeneidad de varianzas, las diferencias espaciales se pusieron de manifiesto con un análisis ANOVA de una vía y de dos vías con medidas repetidas. En este último caso las variables también cumplieron con el supuesto de homogeneidad de covarianzas. En el caso que la variable tuviera una distribución diferente a la normal, se realizaron análisis no paramétricos ANOVA por rangos de Kruskal-Wallis y ANOVA con medidas repetidas de Friedman. Todos los análisis de varianza se calcularon con el paquete SPSS 14.0

Las relaciones con las variables ambientales se evidenciaron a través de correlaciones no paramétricas de Spearman. Idéntico coeficiente se usó para correlacionar las variables pertenecientes al epipelon y los scores de los ejes 1 y 2 de un Análisis de Componentes Principales. Tanto las correlaciones como el ACP se computaron con el programa SPSS 14.0.

Finalmente, las especies de las fracciones fitoplanctónica y epifítica del epipelon que caracterizaron a los grupos de la fase turbia y la clara se discriminaron con un análisis SIMPER, calculado con el programa PRIMER 5.2.9.

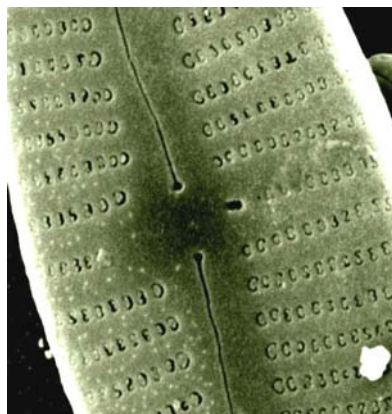
En el último apartado, con el fin de poder comparar los resultados con los obtenidos precedentemente, se utilizaron los mismos análisis estadísticos: ANOVA por rangos de Kruskal Wallis, ANOSIM y MDS, calculados con los paquetes SPSS 14.0 y PRIMER 5.2.9.

Otras metodologías utilizadas para la realización de esta tesis

La elaboración de las citas bibliográficas se realizaron conforme al estilo Harvard Style en función de las recomendaciones dadas por The University of Queensland Library (2007) y por la Biblioteca de la Facultad de Biología de la Universidad de Sevilla (2008 a y b, acorde con la Norma internacional ISO 690, 1997 y 1999)

RESULTADOS Y

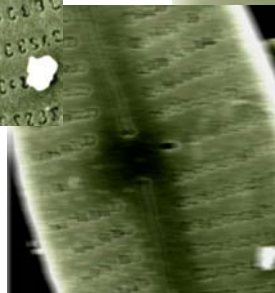
DISCUSIÓN



Complejo

Gomphonema parvulum - *Gomphonema gracile*

Detalle de área central y las areolas



Epifiton sobre junco



ESTADOS DE EQUILIBRIO ALTERNATIVOS EN LA LAGUNA LACOMBE

Introducción

La determinación de la ocurrencia de los estados estables alternativos es fundamental para poder posteriormente caracterizar al epifiton en relación a éstos. Los modelos empíricos utilizados para interpretar los estados alternativos en lagos someros establecen que a valores críticos de transparencia, turbidez o nutrientes se produce el pasaje de un estado a otro. Sin embargo, estos valores absolutos críticos de un factor control parecerían ser relativos al cuerpo de agua que se trate, dependiendo de la tolerancia de ese ecosistema frente a la magnitud de ese factor (Scheffer & Van Nes, 2007). Incluso la respuesta a las variaciones en el factor control podría cambiar a lo largo del tiempo para un mismo cuerpo de agua, variando desde una respuesta lineal a una de estados estables alternativos (Scheffer & Carpenter, 2003). Esto determina que sea difícil la adopción de un criterio para discriminar la ocurrencia de los diferentes estados.

Por ejemplo, el coeficiente Z_m / Z_f (profundidad media de la laguna / profundidad de la zona fótica) fue utilizado por Quirós *et al.* (2002 b) para diferenciar entre lagunas turbias y claras, en un estudio sincrónico de limnótopos pampeanos. Sin embargo, con la utilización de este único criterio para la separación de estados, se ignoran variables importantes para el modelo de los estados estables alternativos como el desarrollo de las macrófitas sumergidas o las concentraciones de nutrientes. Además, en el caso de un estudio en el tiempo, se descarta información acerca de factores históricos que podrían haber actuado sobre el ecosistema lagunar, como por ejemplo la ocurrencia de diferentes perturbaciones.

Los objetivos particulares del presente apartado son: 1) analizar las variables, tanto abióticas como bióticas, obtenidas en el campo y en el laboratorio, con el fin de determinar la ocurrencia de estados estables alternativos; 2) identificar variables que describan los estados así como, también, las perturbaciones intervinientes en el pasaje de un estado a otro; 3) Describir la dinámica del fitoplancton y la de las macrófitas sumergidas en relación a los estados estables ocurridos en la laguna; 4) Caracterizar al fitoplancton para poder realizar comparaciones *a posteriori*.

Resultados

Descripción de las condiciones hidrometeorológicas y factores físicos y químicos del agua durante el período de estudio

- Condiciones hidrometeorológicas

Los registros de precipitaciones mensuales (enero 1977 hasta junio 2002) y precipitaciones anuales (1977-2002); promedios mensuales y promedio anual (datos 1977-2001) se muestran en la Tabla 1.

Los años 2001 y 2002 se caracterizaron por ser lluviosos. Durante el período de estudio cayeron 534 milímetros más que el promedio anual de precipitaciones (1.067 mm, calculado con base en los últimos 25 años). Las mayores diferencias entre la lluvia caída en cada mes de muestreo y el valor promedio de precipitaciones al mes (calculados con base en los últimos 25 años) se observaron en agosto y octubre, siendo máximas en marzo (Fig. 1 barras azules). En esa última fecha se registraron precipitaciones de 515 mm, correspondiendo a la marca máxima alcanzada para cualquier mes en los últimos 25 años (Tabla 1). Asimismo, se observa que durante el verano se contabilizó una cantidad menor que los valores promedio al mes (Fig. 1 barras naranjas).

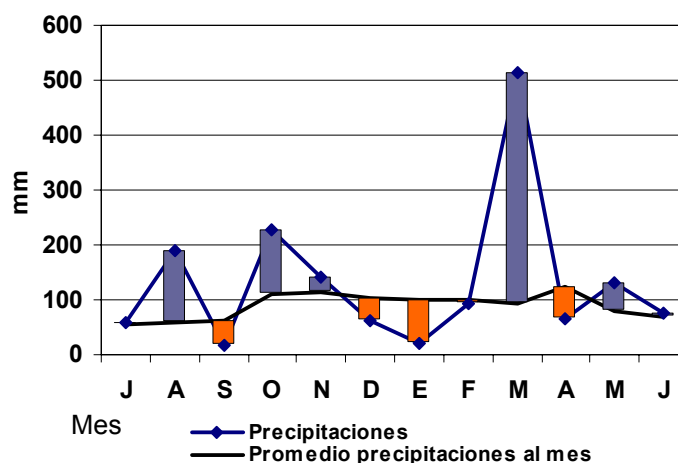


Fig 1. Precipitaciones. Comparación entre las precipitaciones durante el período de estudio y los valores promedio de precipitaciones por mes (mm) (datos de los últimos 25 años)

El carácter arreico de la laguna Lacombe determinó que el nivel hidrométrico de este cuerpo de agua variara en forma mediata con las precipitaciones (Fig. 2). Al considerar el nivel hidrométrico en el sitio JC, los mayores aumentos se relacionaron con los tres eventos más importantes de lluvias: agosto (34,5 cm), octubre (15 cm) y marzo (59 cm). La ocurrencia de un período estival de menores precipitaciones y mayor evaporación se observó en la caída de 39,7 cm en el nivel entre enero y febrero

(Fig. 2). La marca hidrométrica máxima alcanzada fue 254 cm (marzo) en tanto que el mínimo fue 175,5 cm (julio) (Fig 3).

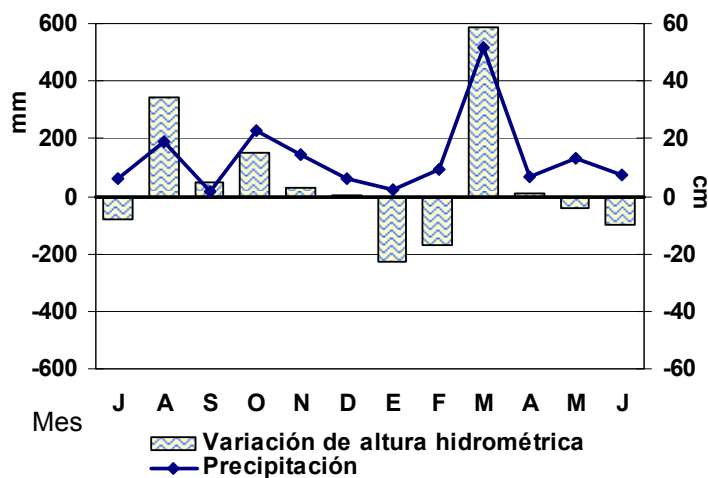


Fig. 2. Comparación entre las variaciones de altura hidrométrica (columnas, en cm; registros de JC) y las precipitaciones (línea, en mm)

- Características físicas y químicas del agua

En la caracterización de las diferentes variables físico-químicas del agua se utilizaron los valores promedio de los perfiles en el caso de los sitios JP, JC, ALe y el valor obtenido en ALr (Tabla 2 a y b).

Los cambios en el volumen de agua contenido por la laguna afectaron a las concentraciones de cationes y aniones, ya sea por dilución o concentración, lo cual estuvo evidenciado por las variaciones en la conductividad. La tendencia neta a lo largo del período de estudio fue descendente, desde un valor máximo de 4.160 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (julio, ALe) hasta un mínimo de 1.260 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (junio en todos los sitios). Las mayores disminuciones en los cuatro sitios se registraron en coincidencia con los tres eventos de precipitaciones señalados: agosto, octubre y marzo; registrándose por el contrario, un aumento de noviembre a febrero en momentos de menor precipitación y mayor evaporación. Esta relación inversa entre conductividad y altura hidrométrica pudo apreciarse tanto gráfica (Fig. 3) como estadísticamente ($r_s = -0,5$; $p < 0,05$; Tabla 3).

Otras variables significativamente correlacionadas tanto con la conductividad como con la altura hidrométrica fueron la transparencia, la turbidez y los sólidos suspendidos y su fracción orgánica (r_s : significativos; $p < 0,05$; Tabla 3). Todos ellos indicadores de las condiciones lumínicas en la columna de agua.

Gráficamente se pudieron discriminar dos períodos contrastantes con respecto a estas cuatro variables: *julio-septiembre* y *octubre-junio* (Fig. 4 a-d). El primero se caracterizó por los menores valores de transparencia y mayores de turbidez, sólidos suspendidos y su fracción orgánica, registrándose los siguientes

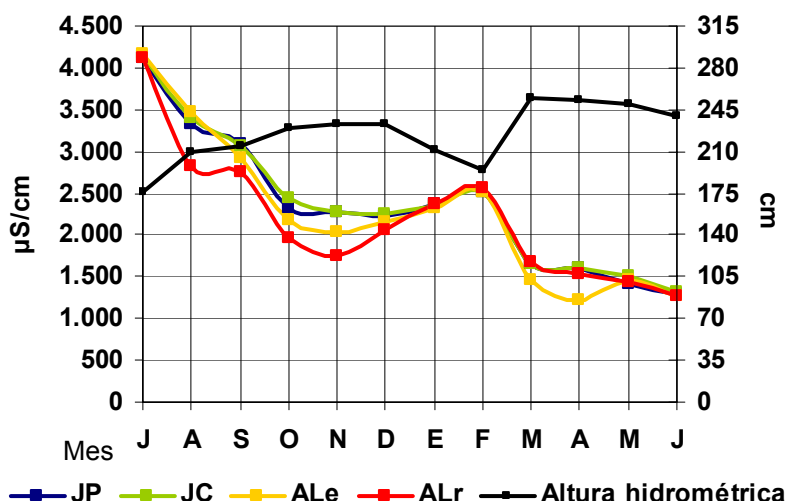


Fig. 3. Conductividad y Altura hidrométrica. Conductividad promedio de la columna de agua en JP, JC y ALe, conductividad a nivel superficial en ALr ($\mu\text{S/cm}$). Altura hidrométrica en JC (cm)

rangos de valores en estas variables: transparencia: 22-40 cm; turbidez: 80-135 unidades nefelométricas de turbidez (UNT); sólidos suspendidos: 35-100 mg/l; materia orgánica en suspensión: 32,9-74,4 mg/l (Fig. 4 a, b, c y d). En el segundo período se observó el aumento de transparencia y la disminución marcada de las otras tres variables, registrándose los siguientes rangos de variación: transparencia: (a excepción de octubre en ALr) 40-100 cm; turbidez: 10-47 unidades nefelométricas de turbidez (UNT), sólidos suspendidos: 6-33,2 mg/l, materia orgánica en suspensión: 4,2-26,9 mg/l (Fig. 4 a, b, c y d). En función de lo expuesto, en el segundo período prevalecieron mejores condiciones lumínicas en la columna de agua que en el primero.

La fracción inorgánica de los sólidos suspendidos y la concentración de polifenoles solubles son otros dos factores que pueden influir sobre la penetración de la luz en el agua. Ambos se correlacionaron significativamente con la transparencia ($r_s = -0,68$ y $-0,43$; $p < 0,05$; Tabla 3). Los valores más elevados del primero se hallaron de agosto a septiembre (4,9-25,9 mg/l; Fig. 4d), en tanto que del segundo se registraron de agosto hasta octubre (6 y 18,8 mg/l; Tabla 2 a y b). En los meses restantes y con algunas excepciones (especialmente en octubre y noviembre), ambas variables se mantuvieron por debajo de los 6 mg/l.

Otra fuente de variación ambiental fue dada por la temperatura, la que se correlacionó significativamente con el pH ($r_s = 0,41$; $p < 0,05$; Tabla 3). Ambas variables presentaron valores máximos en verano, observándose el aumento más marcado en octubre en cuanto a la temperatura y en noviembre con respecto al pH (Fig. 5 a y b). Tal como cabría esperar las temperaturas fueron más elevadas, en particular durante el verano, en el sitio más cercano a la orilla, ALr (valor máximo: 30,6 °C) que en los

otros sitios (Fig. 5 a). Las medidas de pH variaron en un rango alcalino durante todo el período de estudio (8,5 - 10,7) siendo, principalmente en verano, también más

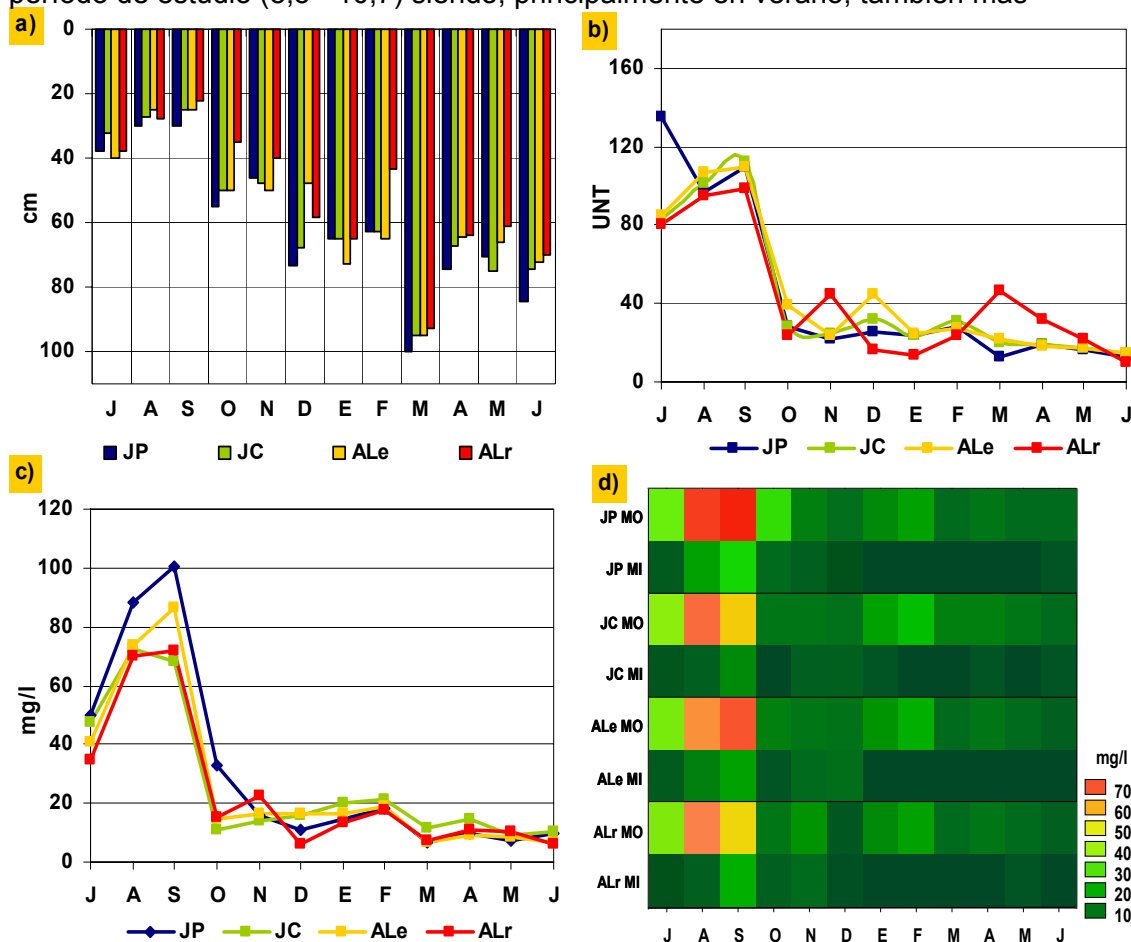


Fig. 4. Parámetros que describen las condiciones lumínicas en la columna de agua. a) Transparencia (cm); **b)** Turbidez (UNT); **c)** Sólidos suspendidos (mg/l); **d)** Materia orgánica (MO) e inorgánica (MI) suspendida (mg/l). En JP, JC y ALe se muestran los promedios de los valores del perfil para todas las variables; valores de superficie en ALr. Eje abscisas: letras iniciales meses

elevadas en ALr (Fig. 5 b). Una característica a resaltar de esta variable fueron las diferencias espaciales en verano, desde los sitios con mayor cobertura de macrófitas a los sitios J con una cobertura menor (ALr > ALe > JC > JP) (Fig. 5 b).

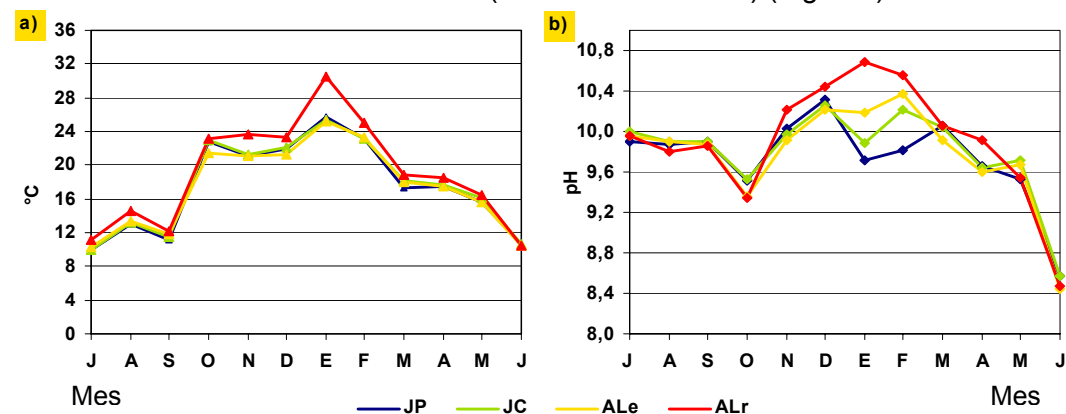


Fig. 5 Temperatura (°C) y pH. Para ambas variables: para JP, JC y ALe se grafican valores promedio del perfil; para ALr se muestran valores en superficie.

Las concentraciones de oxígeno disuelto no se correlacionaron significativamente con ninguna de las otras variables (r_s ; $p > 0,05$; Tabla 3). En general, se obtuvieron valores por encima de los 6 mg/l durante todo el período de estudio (Fig. 6). Las diferencias espaciales más marcadas se registraron durante el verano, observándose al igual que en el caso del pH, guarismos más elevados registrados en el sitio ALr. Además, los promedios del perfil en los sitios JP, JC y ALe fueron menores, especialmente en diciembre y enero, debido a los valores registrados en los niveles cercanos al fondo en ese período (Tabla 2 a y b).

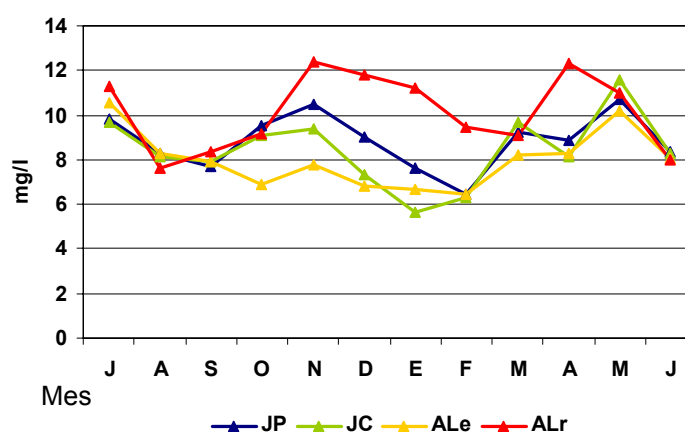


Fig. 6. Oxígeno disuelto (mg/l). Para JP, JC y ALe se representan valores promedio del perfil y en el caso de ALr, valores a nivel superficial.

Con respecto a las variables relacionadas con la composición iónica del agua, la laguna Lacombe puede caracterizarse por sus valores de sólidos totales disueltos como oligohalina-oligopoiquilohalina (854 a 2.266 mg/l; sistema de Aguesse modificado por Ringuelet, 1962) y por los de la dureza total como de aguas moderadamente blandas a moderadamente duras (39,2 y 416 mg CaCO_3/l) (Fig. 7 a y b). Además, las aguas mostraron una gran capacidad *buffer* en función de su elevada reserva alcalina (293-763 mg $\text{CO}_3^{2-}/\text{l}$; Fig. 7 c). Estas tres variables tuvieron patrones similares al de la conductividad, disminuyendo durante los meses lluviosos o períodos posteriores a los mismos, e incrementándose durante el verano. Esta similitud se reflejó en la fuerte correlación entre estas cuatro variables ($r_s=0,39-0,97$; $p < 0,05$; Tabla 3). El proceso de dilución conforme al aumento neto del nivel a lo largo de todo el período de estudio, fue evidenciado por las correlaciones negativas significativas entre los sólidos totales disueltos y la reserva alcalina con la altura hidrométrica ($r_s = -0,31$ y $-0,46$; $p < 0,05$; Tabla 3). Dado que el aumento de nivel fue acompañado por la disminución de los sólidos suspendidos y la turbidez y el aumento de la transparencia, también se obtuvieron para las tres variables correlaciones significativas positivas con

las dos primeras variables ($r_s = 0,34-0,81$; $p < 0,05$; Tabla 3). y r_s negativos significativos con la transparencia ($r_s = -0,32$ y $-0,70$; $p < 0,05$; Tabla 3).

Las concentraciones de los ocho iones principales fueron similares en los cuatro sitios, resultando no significativas sus diferencias (ANOSIM 1, R global: $-0,058$; nivel de significación del estadístico R: 100%; Tabla 4). El catión predominante fue el sodio, el magnesio dominó sobre el calcio y el potasio fue escaso (diagrama de Schoeller sitio JP, Fig. 7 d). Con respecto a los aniones, el cloruro dominó en todas las fechas, quedando en segundo lugar el bicarbonato o el carbonato y el sulfato en cuarto (diagrama de Schoeller sitio JP, Fig. 7 d). El carbonato tuvo mayores concentraciones durante el verano relacionadas con un pH más elevado; el bicarbonato predominó durante el resto del período, a valores de pH relativamente más bajos.

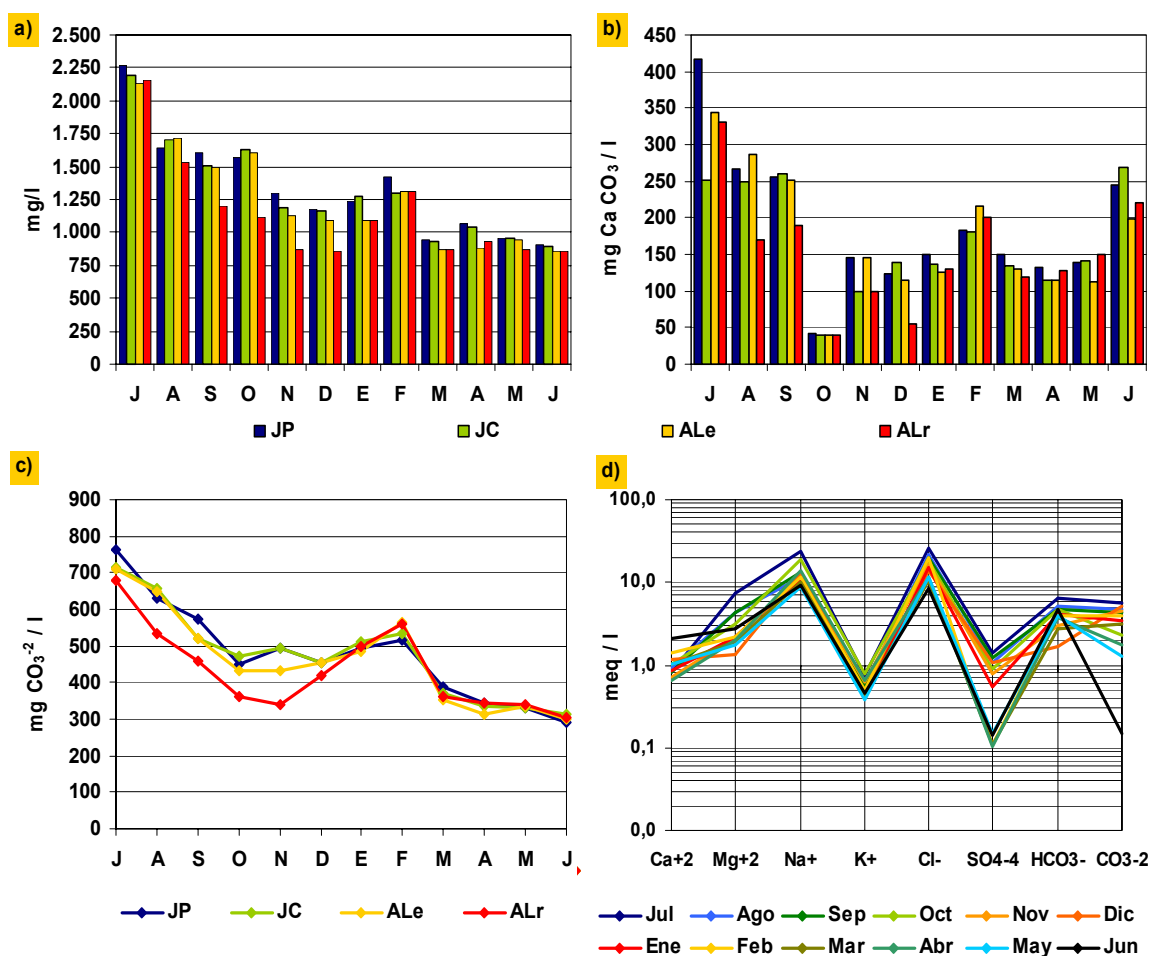


Fig. 7. Variables relacionadas con la composición iónica. a) Sólidos totales disueltos (mg/l); b) Dureza total (mg CaCO₃/l); c) Reserva Alcalina (mg CO₃²⁻/l); d) Diagrama de Schoeller (meq/l), concentración de los 8 iones principales en JP. Para todas las variables representadas: los valores en el caso de JP, JC y ALe corresponden al promedio en el perfil; en ALr corresponden al valor en superficie. Eje de abscisas, gráficos a), b) y c): letras iniciales de los meses de muestreo

Con excepción del calcio, las variaciones de la mayoría de los iones fueron similares a las de la conductividad, evidenciándose por las correlaciones significativas

con esta variable ($r_s=0,31-0,94$; $p<0,05$; Tabla 3). Los procesos de dilución y concentración, manifestados a través de las correlaciones significativas de la conductividad, la reserva alcalina y los sólidos totales disueltos con la altura hidrométrica, también se observaron en el caso de los iones magnesio, cloruro, carbonato y sulfato ($r_s=-0,34$ a $-0,43$; $p<0,05$. Tabla 3). Por otro lado, la ausencia de correlaciones de Spearman significativas de la concentración del calcio con cualquiera de las variables físico-químicas del agua ($p>0,05$; Tabla 3) podría estar relacionada con una dinámica propia seguida por este catión, probablemente influida por factores geológicos (procesos de precipitación con otras especies químicas o bien de intercambio con la roca del lecho de la laguna) y biológicos.

Con respecto a los nutrientes, el fósforo total estuvo estrechamente relacionado con los eventos de precipitaciones. Luego de las lluvias de agosto aumentó de 1,2 a 1,4 veces, y entre 1,8 a 2,1 veces luego del evento de octubre, alcanzándose en ese último mes, los valores máximos del período (452,4-598,1 $\mu\text{g P/l}$) (Fig. 8). En ambos eventos el incremento se debió en gran parte a las fracciones disueltas, especialmente en octubre (valores máximos de fósforo total disuelto: 281,2-421,2 $\mu\text{g P/l}$; valores máximos de fósforo reactivo soluble: 121,4-142,9 $\mu\text{g P/l}$). La contribución de las fracciones particuladas fue más importante en noviembre, cuando se alcanzaron los valores máximos de fósforo total particulado (191,1-278,2 $\mu\text{g P/l}$) y de fósforo reactivo particulado (156,1-200,3 $\mu\text{g P/l}$).

Luego de las precipitaciones extraordinarias de marzo, la concentración de fósforo total disminuyó entre 0,6 y 0,9 veces, registrándose los valores mínimos (100,9-140,6 $\mu\text{g P/l}$). La disminución estuvo dada por concentraciones también mínimas de las fracciones disueltas en casi todos los sitios (fósforo total disuelto: 17,4-26,9 $\mu\text{g P/l}$; fósforo reactivo soluble: 7,4-12,6 $\mu\text{g P/l}$). Al mismo tiempo se registró un aumento de las fracciones particuladas, observándose entonces, los valores mínimos de esta variable en otros meses: en abril el fósforo total particulado (con excepción de JP; 19,9 - 38,4 $\mu\text{g P/l}$) y en mayo el fósforo reactivo particulado (5,2-7,2 $\mu\text{g P/l}$).

A pesar de la variabilidad registrada con respecto a la concentración de nitratos+nitritos y de amonio, también se pudieron observar valores más elevados de estos compuestos relacionados con las precipitaciones de agosto y octubre (Fig. 9 a y b). En ese último mes se alcanzaron las concentraciones máximas de nitratos+nitritos, 312,8-418,8 $\mu\text{g N/l}$. Un incremento de ambas también fue observado en enero. Con las precipitaciones de marzo, sus dinámicas se diferenciaron, resultando en un incremento de los nitratos+nitritos hasta abril en casi todos los sitios (Fig. 9 a) y en una disminución de los valores de amonio hasta mayo en todos ellos (Fig. 9 b). Finalmente,

en junio se registraron valores en la concentración de amonio hasta 3,4 veces (máximos: 571,7-804,7 $\mu\text{g N/l}$) y de

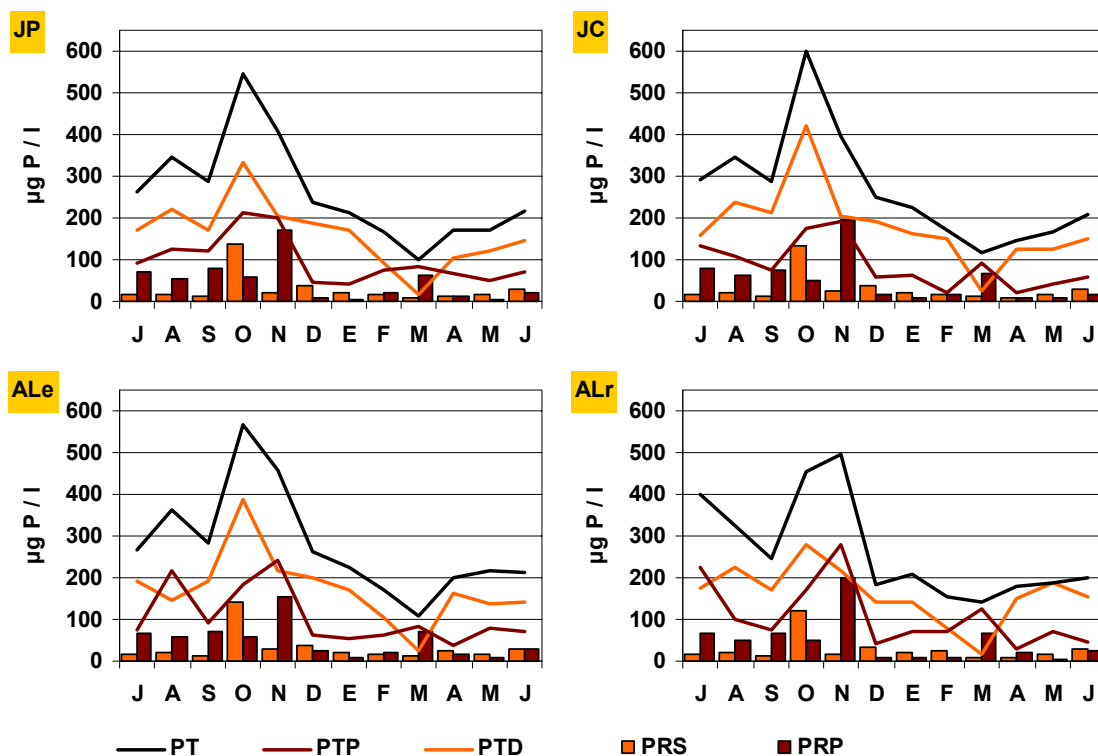


Fig. 8. Fósforo. Fósforo total (PT), Fósforo total particulado (PTP), Fósforo total disuelto (PTD) Fósforo reactivo particulado (PRP) y Fósforo reactivo soluble (PRS), en cada sitio de muestreo. Se representan valores promedio del perfil en el caso de JP, JC y ALe y en superficie en el caso de ALr. Todos en $\mu\text{g P/l}$. Eje de abscisas: letras iniciales de los meses de muestreo

nitratos+nitritos entre 1,4 a 1,8 veces, más elevados que aquellos de mayo. Los mínimos de ambas variables se midieron en los primeros meses de estudio (nitratos+nitritos: septiembre, 58,7-61,9 $\mu\text{g N/l}$; amonio: julio, 70,5-132,3 $\mu\text{g N/l}$, a excepción de ALe, en todos los sitios).

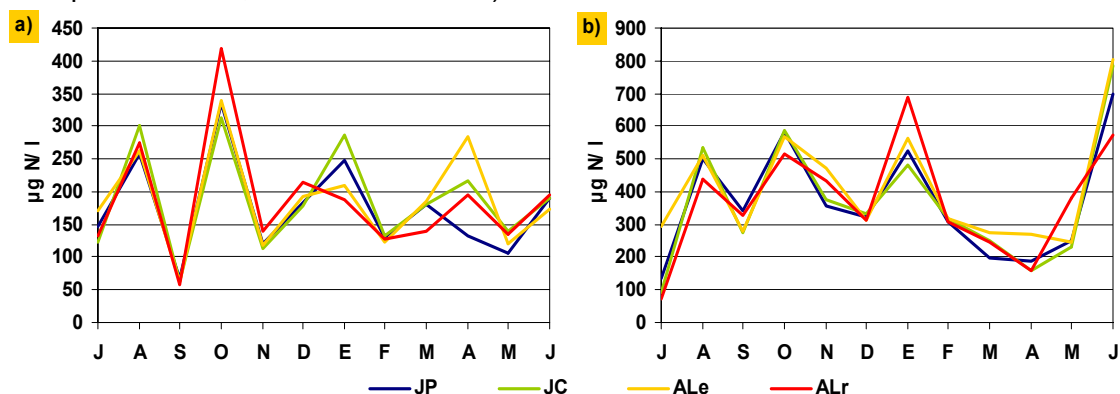


Fig. 9. Nitrógeno. a) Nitratos+Nitritos ($\mu\text{g N/l}$); b) Amonio ($\mu\text{g N/l}$). Valores promedio del perfil en el caso de JP, JC, y ALe; valores en superficie en el caso de ALr. Eje de abscisas: letras iniciales de meses

En cuanto a la sílice reactiva se observaron los máximos en junio (53 a 56 mg Si react. /l) y los mínimos en noviembre (0,3 a 0,7 mg Si react. /l) (Fig. 10 a). Su dinámica estuvo relacionada con el aporte de agua subterránea. Al comparar las concentraciones halladas en la laguna en todos los sitios y aquellas del agua proveniente de un pozo cercano a la misma (incluyendo también los valores de los muestreos preliminares de abril y junio de 2001), se observó que ambas variaron en forma coincidente (Fig. 10 b).

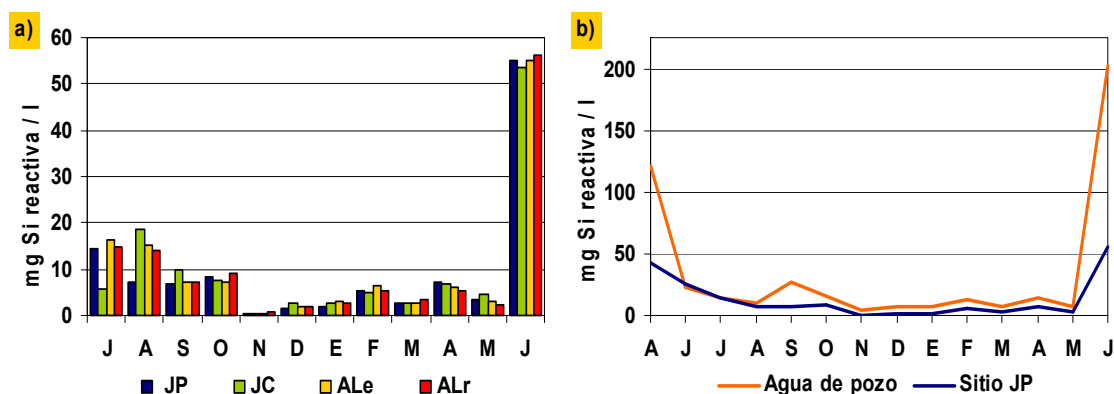


Fig. 10. Silíce Reactiva (mg Si reactiva/l). **a)** Concentraciones en los cuatro sitios (promedio de valores del perfil en JP, JC y ALe; valores en superficie en ALr). **b)** Comparación de las concentraciones en el agua de pozo y en JP (valores promedio del perfil). Eje de abscisas: letras iniciales meses de muestreo.

A diferencia de las correlaciones de variables relacionadas con la composición iónica con distintas variables físico-químicas del agua y que evidenciaban procesos de dilución o concentración, las correlaciones con los compuestos de fósforo, nitrógeno y sílice indicaron la ocurrencia de otros procesos. Así, el fósforo total y sus fracciones, con excepción del fósforo reactivo soluble, estuvieron correlacionados significativamente con la materia inorgánica suspendida ($r_s=0,44-0,74$; $p<0,05$; Tabla 3) y la materia orgánica en suspensión ($r_s=0,37-0,45$; $p<0,05$; Tabla 3), así como a los polifenoles solubles ($r_s=0,28-0,54$; $p<0,05$; Tabla 3). Por un lado, ello relacionaría al fósforo con la resuspensión de material inorgánico desde el fondo, con la incorporación de este nutriente al plancton y finalmente, su asociación a compuestos orgánicos disueltos. El fósforo reactivo soluble no estuvo correlacionado a ninguna de las fracciones en suspensión pero se obtuvieron correlaciones significativas con los nitratos+nitritos y el amonio ($r_s=0,46-0,67$; $p<0,05$; Tabla 3). Estas tres variables señalaron la ocurrencia de pulsos estrechamente relacionados con los eventos de precipitaciones. Finalmente, la concentración de sílice reactiva, influenciada por factores ambientales diferentes a las lluvias, como el aporte subterráneo de agua, se correlacionó significativamente solamente con la temperatura y el pH ($r_s=-0,56-(-0,62)$; $p<0,05$; Tabla 3).

En el sentido espacial horizontal, los nutrientes no presentaron diferencias significativas entre los cuatro sitios (ANOSIM 2, R global: -0,077; nivel de significación del estadístico R: 100%; Tabla 4). Sin embargo, se observaron diferencias temporales contrastantes. Con base en las concentraciones de fósforo total se discriminaron gráficamente dos períodos separados por los meses de octubre y noviembre con concentraciones máximas: a) *julio-septiembre*: valores moderadamente elevados, 247,7 - 400,6 $\mu\text{g P/l}$; b) *diciembre-junio*: valores relativamente más bajos, 100,9-252 $\mu\text{g P/l}$. Estas diferencias fueron gráficamente menos evidentes con respecto a la fracción reactiva soluble pero, al contrastar estadísticamente ambos períodos considerando tanto al fósforo total como a esta fracción, los resultados fueron significativos (ANOSIM 3, R global: 0,52, nivel de significación del estadístico: 0,1%, Tabla 4). La ocurrencia de ambos períodos, coincidió con las variaciones de la transparencia y la turbidez, observándose entonces correlaciones significativas entre los compuestos de fósforo (con excepción del fósforo reactivo soluble) y estas variables ($r_s = -0,52$ - $(-0,68)$; y $0,42$ - $0,56$; $p < 0,05$; Tabla 3). En la dinámica de la sílice reactiva también se discriminaron gráficamente entre dos períodos contrastantes, diferentes a los del fósforo total: *julio-octubre*, con valores entre 7 y 20 mg Si react. /l; y *noviembre-mayo*, con concentraciones por debajo de los 7,3 mg Si react. /l. En contraste, en el caso de los compuestos nitrogenados analizados no se pudieron diferenciar, gráficamente, dos períodos distintos.

Variables bióticas: dinámica de las poblaciones de macrófitas sumergidas y del fitoplancton

La presencia y abundancia de las macrófitas sumergidas o la del fitoplancton son centrales en la Hipótesis de los Estados de Equilibrio Alternativos. De esta forma, para discriminar entre los diferentes estados del sistema es necesario describir la dinámica de ambos componentes bióticos. Calculada con base en la clorofila *a* activa fitoplanctónica y la transparencia se describe, además, la variable coeficiente de extinción de la luz (*E*).

En la Tabla 2 a y b se muestran los valores de las variables relacionadas con las macrófitas sumergidas y el fitoplancton. Para caracterizar a este último se utilizaron los valores promedio de densidad y clorofila *a* activa de los perfiles en el caso de los sitios JP, JC, ALe y los valores superficiales en ALr. En las tablas se señalan los valores pertenecientes a los niveles 1 (superficie), 3 y 5 (fondo), así como también el valor promedio del perfil.

- Macrófitas sumergidas

Durante el período de estudio se hallaron principalmente dos macrófitas sumergidas: *Stuckenia striata* (Ruiz et Pavon) Holub. y *Myriophyllum quitense* Kunth. Los ejemplares de la primera se hallaron en todos los sitios de muestreo, en tanto que los de la segunda sólo se observaron en los sitios AL. Ambas especies presentaron sus mayores porcentajes de cobertura en el sitio ALr, seguido de ALe (Fig.11 a y b). En el caso de *S. striata*, la cobertura observada en ALe y JC fue relativamente similar, y mayor que en JP (Fig. 11 a). Cabe mencionar que sólo se hallaron otras especies (gramíneas) en el sitio ALr pero con muy baja densidad en el primer mes de muestreo.

La presencia de plantas de *S. striata* se registró durante todo el período de estudio. Sin embargo, desde julio a septiembre sólo se encontraron escasos ejemplares dispersos y de corta longitud. Un mayor crecimiento se registró a partir de octubre, cuando las plantas alcanzaron la superficie en todos los sitios. Debido al descenso del nivel del agua en enero y febrero, las partes terminales de los tallos quedaron en posición horizontal, paralelas a la superficie, obteniéndose entonces una mayor cobertura (Fig. 11 a). Relacionado con las precipitaciones de marzo y el aumento del nivel del agua, las plantas desaparecieron en casi toda la laguna, encontrándose ejemplares en forma aislada en los sitios de aguas libres. De abril a junio, los manchones se recuperaron llegando a alcanzar una cobertura de hasta 30% en junio en todos los sitios, a excepción de ALe, donde el desarrollo fue menor (Fig. 11 a).

Al igual que *S. striata*, la presencia de *M. quitense* en los primeros tres meses pudo ser verificada por el hallazgo de algunos ejemplares de corta longitud, algunos de ellos flotando en las orillas. En noviembre se detectó su presencia en la superficie, alcanzando el mayor desarrollo durante el verano, especialmente en ALr. Allí se registraron manchones uniespecíficos y manchones mixtos con *S. striata*. Su declinación comenzó en febrero, observándose nuevamente numerosas plantas pequeñas flotando en la orilla de la laguna en ese mes. Luego de las lluvias de marzo quedaron manchones dispersos, especialmente en ALr. La recuperación de las poblaciones a través de un aumento de cobertura se registró a partir de mayo. (Fig. 11 b)

La ocurrencia conjunta de ambas especies en los sitios AL, tuvo porcentajes de cobertura total mayores en ALr que en ALe (Fig.11 c). La variación temporal dada por la cobertura de *S. striata* fue similar en los sitios J, alcanzándose el máximo de cobertura conjunta en enero (JP: 12,5%; JC, 50%). En cambio, la variación temporal dada por la cobertura conjunta de ambas especies en los sitios AL presentó el máximo

en febrero (ALe: 57%; ALr: 100%) (Fig. 11 c). Estos valores tuvieron una distribución bimodal cuando se los graficó en un histograma de frecuencias (Fig. 11 d).

-Fitoplancton

Los valores máximos de densidad fitoplanctónica se registraron en julio (24.547 -30.299 inds/ml). Relacionado con las precipitaciones de agosto y octubre, la abundancia fue disminuyendo, especialmente en los sitios JP, JC y ALe. En ellos y por el resto del período, los valores no superaron los 6.800 ind/ml, hallándose densidades menores o las mínimas en junio (2.237-3.103 ind/ml). En ALr, si bien hubo una

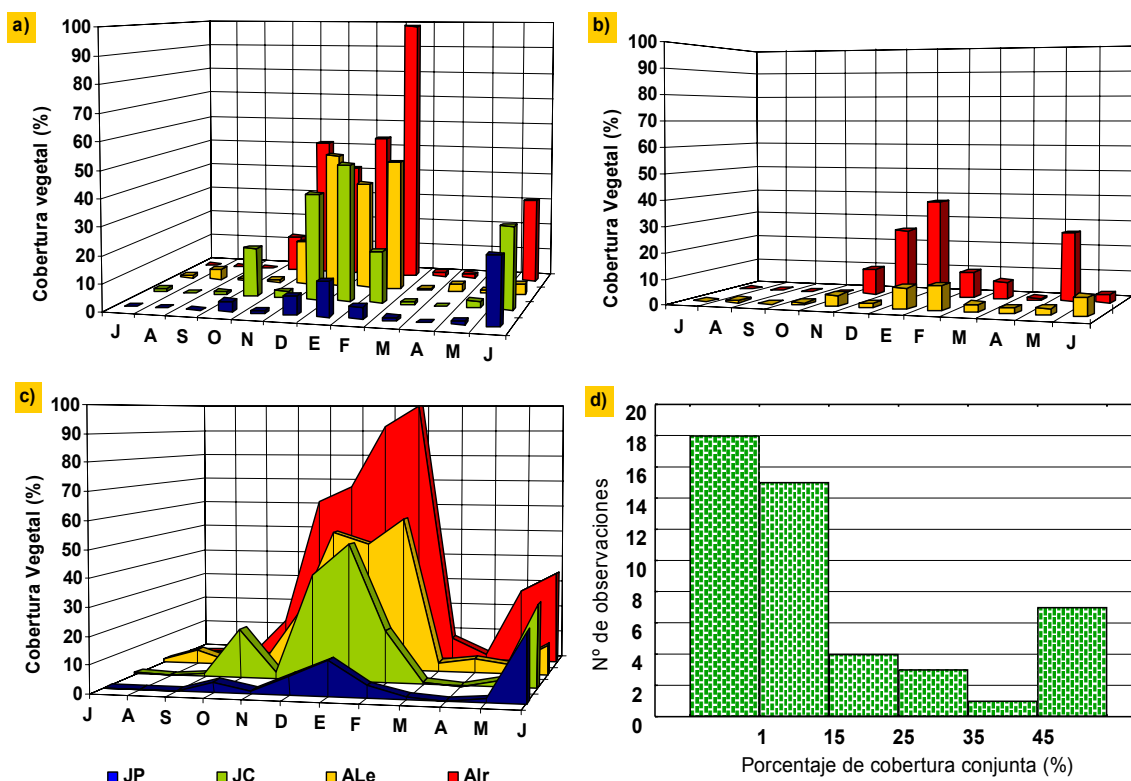


Fig. 11. Variables relacionadas con la abundancia de macrófitas sumergidas (en %). a) Porcentaje de cobertura *S. striata*; b) Porcentaje de cobertura *M. quitense*; c) Porcentaje de cobertura conjunta (de ambas especies); d) Porcentaje de cobertura conjunta, histograma de frecuencias. Eje de abscisas, gráficos a), b) y c): letras iniciales de los meses de muestreo.

disminución de abundancia desde julio a septiembre, los valores se mantuvieron cercanos a 10.000 ind/ml hasta diciembre, observándose una variabilidad mayor hasta el final del estudio (1.494-9.000 ind/ml) (Fig. 12 a). Al igual que la densidad, mayores concentraciones de clorofila *a* activa fitoplanctónica se registraron desde julio a septiembre (máximos en JP, JC y ALe en agosto: 62-71 µg/l) (Fig. 12 b). En coincidencia con las precipitaciones de octubre se observó una disminución marcada alcanzándose los mínimos en ALe y JC: 3 y 7 µg/l. Sin embargo, en noviembre se volvieron a registrar valores elevados (máximo en ALr: 72 µg/l). De diciembre en adelante, las concentraciones fueron menores a 33 µg/l en casi todas las ocasiones,

hallándose los valores menores en junio en todos los sitios (7-12 $\mu\text{g/l}$). (Fig. 12 b). Esta variable también mostró una distribución bimodal cuando se realizó un histograma de frecuencias con los valores obtenidos (Fig. 12 c).

Para analizar la dinámica de las diferentes especies fitoplanctónicas se tomaron aquellas cuyas densidades promedio en la columna de agua representaron 10% o más de la densidad total de la muestra en por lo menos una ocasión de muestreo (Tabla 5).

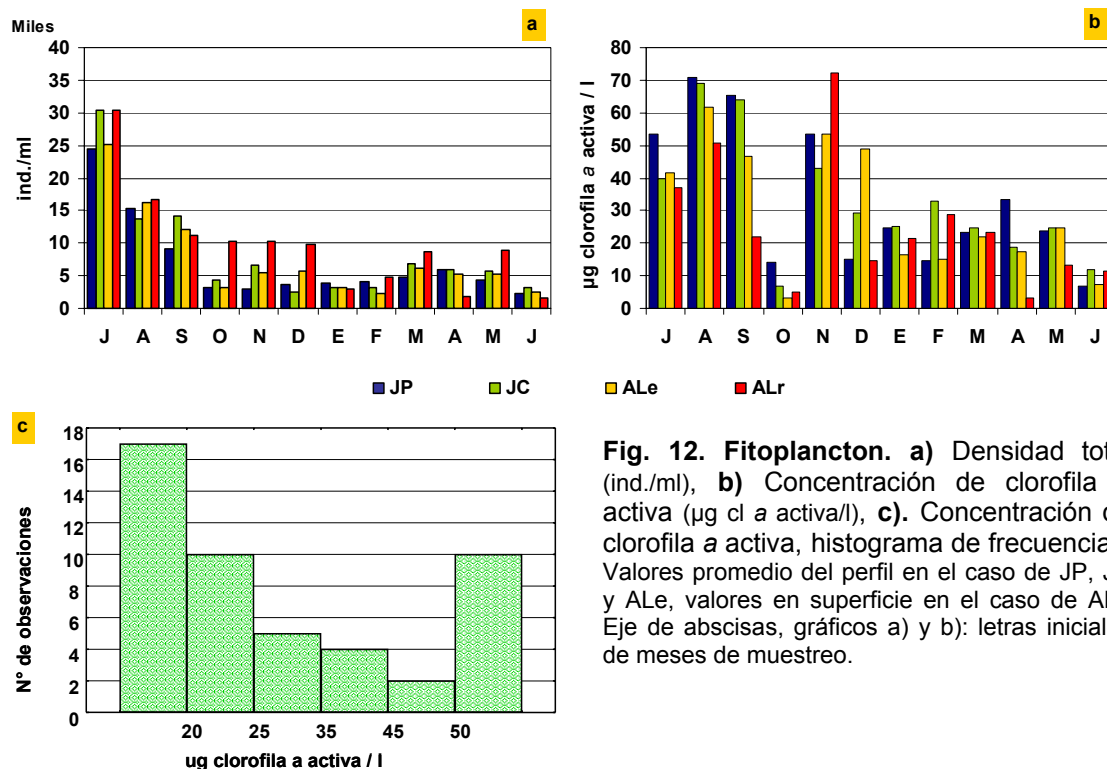


Fig. 12. Fitoplancton. a) Densidad total (ind./ml), b) Concentración de clorofila a activa ($\mu\text{g cl a activa/l}$), c) Concentración de clorofila a activa, histograma de frecuencias. Valores promedio del perfil en el caso de JP, JC y ALe, valores en superficie en el caso de ALr. Eje de abscisas, gráficos a) y b): letras iniciales de meses de muestreo.

Durante la fase de mayor turbidez de la laguna (período julio a septiembre) en los puntos de muestreo más profundos, los taxa dominantes fueron *Planktolyngbya minor* y *Oocystella parva*, secundadas por *Aphanocapsa holsatica* en julio y por varias especies de *Monoraphidium* en agosto y septiembre (Fig. 13). Relacionada con las lluvias de octubre, se observó la disminución de las cianofitas mencionadas y la dominancia de especies de *Monoraphidium*. Si bien ya estaban presentes, *Cyclotella meneghiniana*, *Cryptomonas erosa* y *Microcystis aeruginosa* fueron más abundantes en noviembre, siendo responsables de la mayor concentración de clorofila a activa en ese mes. Las dos primeras disminuyeron en diciembre, en tanto que *M. aeruginosa* continuó codominando junto a otras cianofitas y *O. parva* durante el verano. Otro cambio estructural del fitoplancton se registró en coincidencia con las precipitaciones de marzo, esta vez dado por una mayor riqueza y abundancia de diatomeas y criptofitas, pero, principalmente, de cianofitas (*Coelomoron pusillum* y *Raphidiopsis mediterranea*, entre otros), sin una clara dominancia de algún taxón. Finalmente, la abundancia de cianofitas volvió a disminuir en junio (Fig. 13).

La dinámica fitoplanctónica en los sitios más profundos (sitios J y ALr) fue esencialmente similar. En ALr, en cambio, se presentaron algunas diferencias. Por ejemplo, *C. meneghiniana* y *C. erosa* aumentaron su densidad a partir de octubre, el pico máximo de abundancia de *M. aeruginosa* ocurrió en noviembre y una mayor riqueza y abundancia de cianofitas y así como una mayor densidad de diatomeas y criptofitas se produjo a partir de febrero. Además, taxa poco representados en otros sitios, tuvieron en ALr densidades más elevadas, como *Monoraphidium circinale*, *Merismopedia warmingiana* y *Ulnaria ulna var. ulna* (Fig. 13).

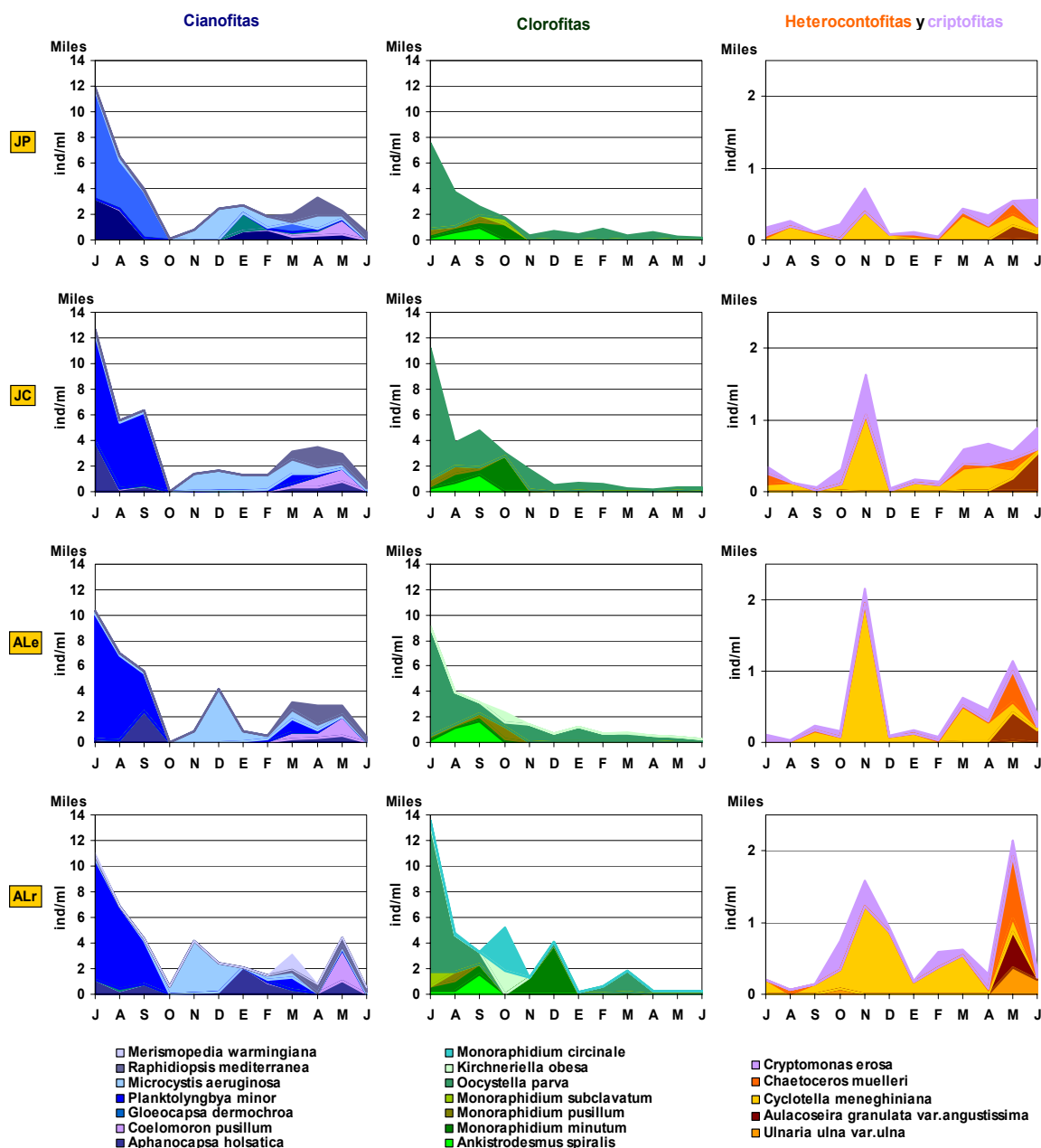


Fig. 13. Fitoplancton. Densidad de los taxa más abundantes (ind./ml) en todos los sitios de muestreo y fechas. Eje de abscisas, todos los gráficos: letras iniciales de meses de muestreo.

Las diferencias observadas en cuanto a la composición taxonómica fueron evaluadas a través de análisis no paramétricos ANOSIM. En principio se analizaron las diferencias entre sitios, las cuales resultaron no significativas (ANOSIM 4. Tabla 4). En un segundo análisis se examinaron las diferencias entre el período de menor transparencia (julio-septiembre) y el de mayor transparencia (diciembre-junio) (ANOSIM 5. Tabla 4). Los meses de octubre y noviembre fueron excluidos debido a sus caracteres particulares en cuanto a la composición, respaldado por un análisis ANOSIM previo cuyo resultado indicó que ambos grupos de muestras eran más similares entre sí, si se incluían dichos meses (R global; 0,5; Nivel de significación :0,1%). En un tercer análisis se evaluaron las diferencias entre los dos períodos anteriormente mencionados pero el último se dividió en dos: período diciembre-febrero y marzo-mayo (ANOSIM 6. Tabla 4). En este caso junio no fue incluido, también debido a sus diferencias en la composición específica y menores densidades de organismos. Los coeficientes R globales en ambos casos fueron significativos, señalando entonces las diferencias en los ensambles fitoplanctónicos entre el lapso más turbio y más claro, pero incluso dentro del más claro y relacionado con las perturbaciones de marzo, se pudo discriminar un tercer tipo de ensamble. Estas diferencias pudieron observarse claramente en la ordenación de las muestras en el gráfico de un análisis MDS (Fig. 14)

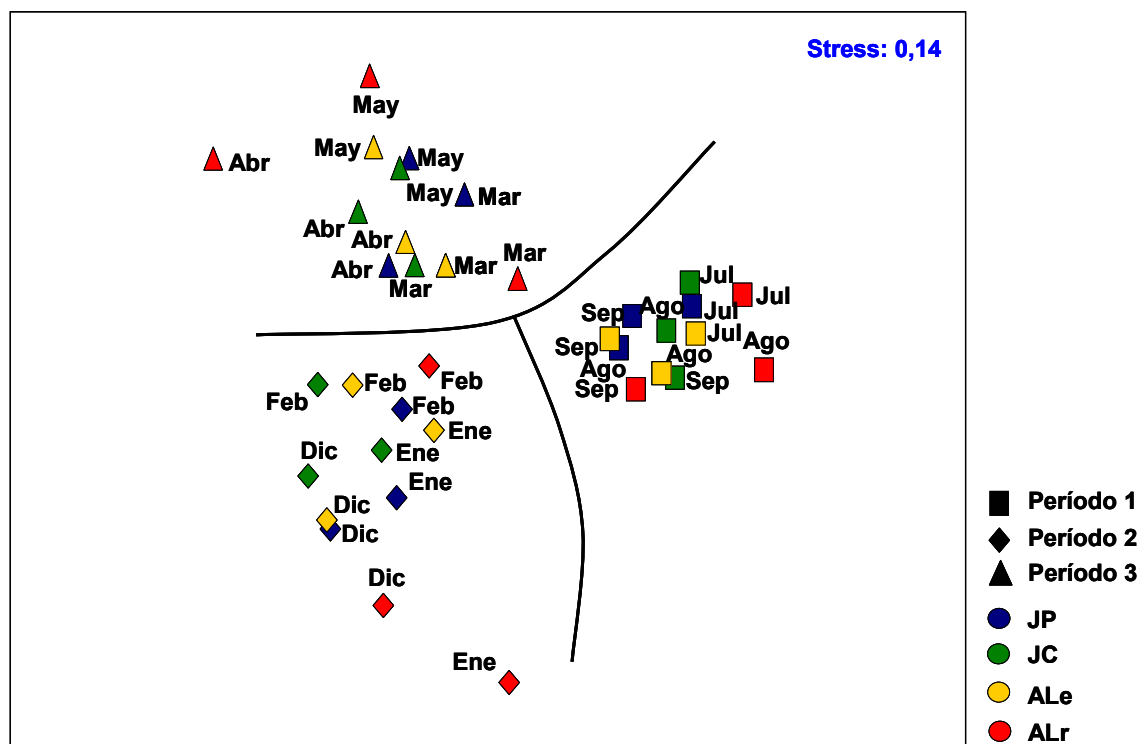


Fig. 14. Análisis MDS. Ordenación de muestras de fitoplancton según la densidad de taxa más abundantes. Stress= medida de la bondad de ajuste de la ordenación representada en el gráfico al orden de rangos dados por las disimilitudes entre muestras. Período 1: julio-septiembre, Período 2: diciembre-febrero; Período 3: marzo-mayo.

Respecto de las relaciones entre la biomasa fitoplanctónica con otras variables, ya se han señalado correspondencias entre la densidad total y la concentración de clorofila *a* activa con los eventos de precipitación y con la turbidez. Dado que la clorofila *a* activa es uno de los factores que determina el coeficiente de extinción de la luz (*E*), las dinámicas de ambas variables fueron similares. Estos coeficientes variaron entre un máximo de $3,7 \text{ m}^{-1}$ (JC, septiembre) y un mínimo de $1,5 \text{ m}^{-1}$ (JP, junio) (Fig. 15). Los valores más elevados se obtuvieron en los tres primeros meses de muestreo ($2,6 - 3,7 \text{ m}^{-1}$), relacionados con mayores concentraciones de clorofila *a* activa planctónica y una menor transparencia. Coeficientes relativamente bajos se observaron en octubre (entre $1,8$ y $2,3 \text{ m}^{-1}$) dada la disminución marcada del pigmento algal, aunque en función del incremento del mismo al mes siguiente, los coeficientes volvieron a aumentar levemente ($2,5$ a $3,1 \text{ m}^{-1}$). A partir de diciembre en adelante, los *E* estuvieron por debajo de los 2 m^{-1} en la mayoría de los sitios.

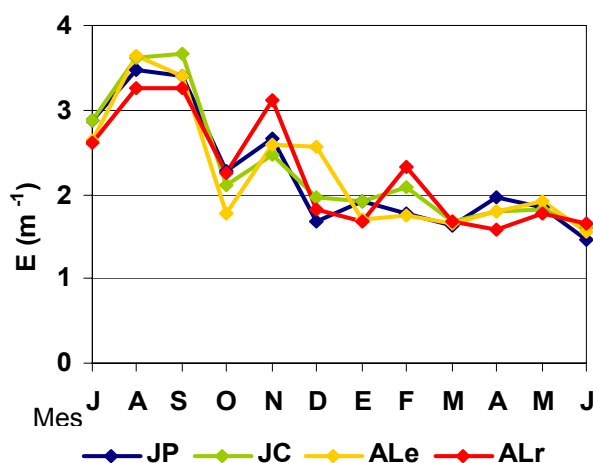


Fig. 15. Coeficiente de extinción de la luz, *E* (m^{-1}). Valores estimados para todos los sitios de muestreo y fechas.

La concentración de clorofila *a* activa planctónica y las fracciones reactivas de fósforo mostraron una relación estrecha. Durante los tres primeros meses, en coincidencia con valores más elevados de biomasa fitoplanctónica, los valores de fósforo reactivo particulado fueron mayores que los de reactivo soluble. En octubre, este patrón se invirtió, predominando la fracción soluble sobre la particulada, debido al aporte de fósforo disuelto de la escorrentía. Luego, en noviembre, se observaron los valores máximos de la fracción particulada y la disminución del fósforo reactivo soluble, en conjunción con el aumento de clorofila *a* planctónica. Ello indicaría la incorporación de este nutriente a la biomasa algal. Un patrón similar pero menos marcado pudo observarse con respecto a las fracciones de fósforo total disuelto y fósforo total particulado, dado que sólo en los sitios AL, la fracción particulada fue mayor que la disuelta en noviembre. Además, los valores más elevados de materia orgánica en suspensión respecto a los de la materia inorgánica en suspensión indicaron que las fracciones de fósforo estuvieron mayormente asociadas a la biomasa

planctónica, ya que no se encontraron otros componentes que pudieran aportar al valor de materia orgánica en suspensión (ej.: detritos, restos vegetales).

Variación temporal y espacial de las características físico-químicas del agua, de la biomasa de macrófitas sumergidas y del fitoplancton

- Variación espacial

Dado que gran cantidad de variables registradas en los perfiles, aún siendo transformadas, tuvieron distribuciones diferentes a la normal, se utilizó un análisis no paramétrico ANOSIM para determinar diferencias significativas espaciales en los perfiles. Para ello, se tomaron cuatro grupos diferentes de datos: **a) variables relacionadas con la penetración de la luz en la columna:** turbidez, sólidos suspendidos, materia orgánica e inorgánica en suspensión, polifenoles solubles y clorofila *a* fitoplanctónica; **b) variables relacionadas con la salinidad:** conductividad, alcalinidad, dureza total, sólidos totales disueltos y las concentraciones de los 8 iones principales; **c) variables directa o indirectamente relacionadas con las estaciones del año:** temperatura, pH y oxígeno disuelto; **d) nutrientes:** fósforo total, fósforo reactivo particulado y soluble, nitratos+nitritos, amonio y sílice reactiva. Las diferencias de estas variables entre niveles de profundidad fueron no significativas (ANOSIMs 7, 8, 9 y 10. Tabla 4) observándose entonces la homogeneidad de condiciones en la columna de agua.

Como ya se ha mencionado, las diferencias espaciales entre los cuatro sitios de muestreo fueron no significativas tanto en el caso de los 8 iones principales como con respecto a los nutrientes (análisis ANOSIM 1 y 2). Apoyando la hipótesis de que los cuatro sitios fueron similares en cuanto a las características físicas y químicas del agua, los análisis ANOSIM realizados con los conjuntos a), b) y c) de variables anteriormente utilizados también arrojaron resultados no significativos (ANOSIM 11, 12 y 13. Tabla 4).

Para evaluar diferencias espaciales con respecto a variables relacionadas con la penetración de la luz, de interés por ser uno de los factores que *a priori* se consideró como fundamental en el cambio de un estado a otro, se realizaron análisis por separado de algunas variables. Se utilizaron *tests* de Kruskal Wallis para corroborar diferencias entre los 4 sitios (Tabla 6), y *test* de U de Mann Whitney para analizar diferencias entre los sitios J y los AL (Tabla 7). Las variables utilizadas fueron transparencia, turbidez, concentración de sólidos suspendidos y de sus fracciones orgánica e inorgánica, polifenoles solubles, concentración de clorofila *a* activa y densidad fitoplanctónicas y cobertura de macrófitas sumergidas. Con excepción de esta última variable, ninguno de los casos resultó significativo, ya sea en cuanto a las

diferencias entre los cuatro sitios o entre los sitios J y AL. Las diferencias de cobertura de macrófitas sumergidas resultaron significativas entre los sitios J y AL pero no con respecto a los cuatro sitios por separado.

- Variación temporal

En el caso de algunas variables, en especial aquellas relacionadas con las condiciones lumínicas, se registraron dos períodos netamente contrastantes que indicaron un cambio a partir de octubre. Utilizándose nuevamente los cuatro conjuntos de variables previamente definidos, se analizó la hipótesis de que se trataran de dos fases estadísticamente diferentes a través de análisis ANOSIM con cada uno de estos conjuntos (ANOSIMs, 14,15, 16 y 17. Tabla 4). En el caso del conjunto a) se agregó también la variable transparencia. Las diferencias entre dos períodos contrastantes, uno más turbio que abarcó los 3 primeros meses (fase 1) y uno más claro (fase 2) que incluyó las muestras restantes, resultaron significativas con respecto a las variables a) y c) pero no en cuanto a las b) y d). Es decir, las diferencias entre fases se dieron con respecto a las variables relacionadas con la penetración de la luz en la columna y con aquellas relacionadas con la estación del año.

En forma exploratoria y con el fin de observar si estas fases podían ser aún discriminadas utilizando todo el conjunto de datos, se realizó un análisis MDS (Fig.16). En el mismo se observan los dos grupos de muestras correspondientes a las fases, aunque las muestras de octubre y junio y algunas de noviembre quedaron más alejadas de los mencionados grupos.

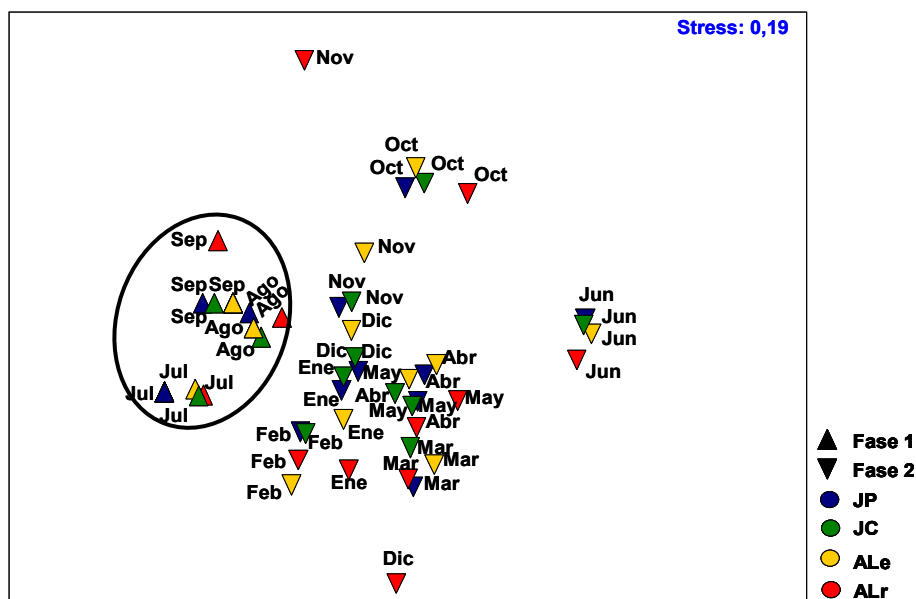


Fig. 16. Análisis MDS. Ordenación de muestras según todo el conjunto de datos físicos y químicos del agua. Stress= medida de la bondad de ajuste de la ordenación representada en el gráfico al orden de rangos dados por las disimilitudes entre muestras. Fase 1: julio-septiembre; Fase 2: octubre-junio. Círculo negro: muestras de la Fase 1.

Dado que las precipitaciones de marzo también constituyeron una fuerte perturbación para el sistema, se testeó la hipótesis de que las diferencias entre los períodos julio-septiembre, diciembre-febrero y marzo-mayo fueran significativas, dándose entonces 3 períodos contrastantes en vez de dos. En este caso se dejaron a un lado las muestras de octubre, noviembre y junio en función su posición en el MDS de la figura 16 y de que algunas de sus variables (concentración de fósforo, sílice reactiva, amonio o clorofila *a* fitoplanctónica, entre otras) presentaron valores *outliers*. (e incluso *extremos*) Dado que las muestras de marzo se ubicaron cerca de las de abril y mayo en el MDS de la figura 16, fueron incluidas en este análisis. Los grupos pueden observarse en la ordenación de muestras en el MDS de la figura 17. Las muestras de julio quedaron separadas del grupo agosto-septiembre, pero fueron incluidas en el primer período en virtud de la menor distancia a la que se ubicaron en el MDS de la figura 16.

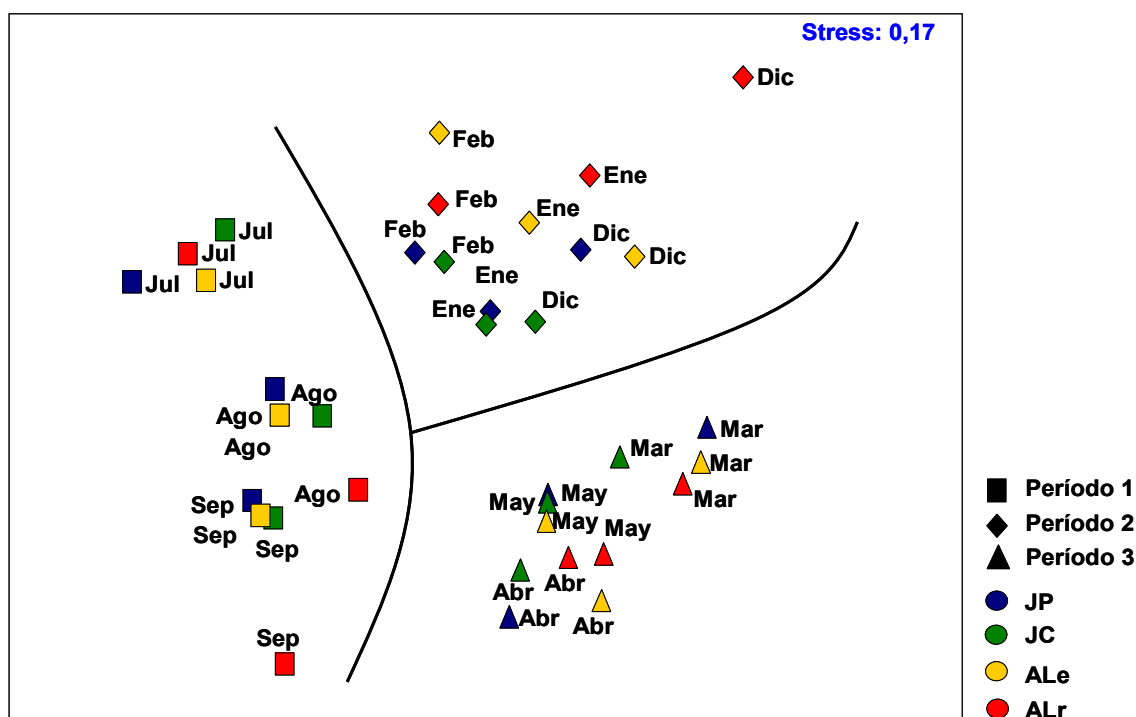


Fig. 17. Análisis MDS. Ordenación de muestras según todo el conjunto de datos físicos y químicos para testear ocurrencia de tres períodos diferentes. Stress= medida de la bondad de ajuste de la ordenación representada en el gráfico al orden de rangos dados por las disimilitudes entre muestras. Líneas: separación entre muestras de diferentes períodos. Período 1: julio-septiembre, Período 2: diciembre-febrero; Período 3: marzo-mayo

La ocurrencia de tres períodos también fue evidente en un Análisis de Componentes Principales, ACP (Fig. 18). De las variables que siguieron un patrón congruente con la segregación de fases y períodos en los MDS anteriores, se eligieron las que mostraron algún patrón de variación (ya sea con respecto a la luz, las concentraciones de compuestos en el agua o las estaciones del año) y que tuvieron

una distribución normal (Tabla 8). En este caso se excluyeron las variables de concentraciones de nutrientes e iones. La transparencia por un lado y los sólidos suspendidos y la conductividad por el otro fueron los factores que tuvieron una mayor contribución en el eje 1 (% de var. expl.: 46,4) en tanto que la temperatura y el pH tuvieron mayores aportes en el eje 2 (% de var. expl.: 25,9 %). La ordenación de las muestras en el plano definido por el primer y el segundo eje de variación, fue similar a la hallada en el MDS de la figura 16, con la excepción de que las muestras de octubre y noviembre se ubicaron en forma más cercana al grupo diciembre-mayo. Ello se debió a la exclusión de las variables relacionadas con nutrientes, especialmente el fósforo total y sus fracciones, cuyas concentraciones fueron elevadas en ese mes. A lo largo del eje 2, se situaron hacia uno de los extremos las muestras de ALr del período primavera-verano asociados a valores más elevados de temperatura y pH y, en el otro, las muestras de junio de todos los sitios, relacionadas a menores valores de ambos vectores. En medio se ubicaron el resto de las muestras más o menos temporalmente ordenadas. En un tercer eje quedó contenida, casi exclusivamente, la variación dada por la concentración de oxígeno disuelto (% var. expl.: 17,4).

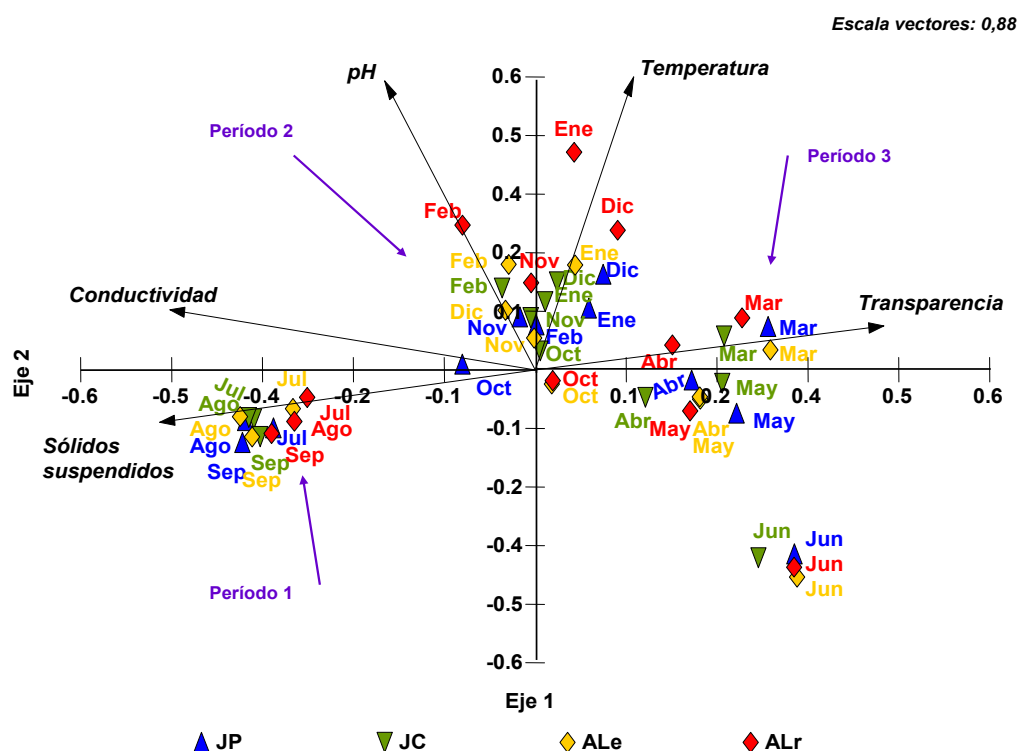


Fig. 18. Análisis de Componentes Principales (ACP 1). Ordenación de muestras según variables físico-químicas del agua seleccionadas. Plano definido por los ejes 1 y 2 de variación.

Intentando reducir aún más la cantidad de variables ambientales que describieran las situaciones dadas durante el período de estudio y, en función de los resultados de los MDS y el ACP, se utilizaron la transparencia, la conductividad, la temperatura y el fósforo total, para realizar un nuevo análisis MDS (Fig. 19) excluyén-

dose, esta vez, a los meses de octubre, noviembre y marzo por haberse producido en ellos los eventos de perturbación. En el gráfico puede observarse la segregación de las muestras en los grupos correspondientes a los tres períodos, observándose el alejamiento de las de junio a partir de la agrupación del período 3. Un análisis ANOSIM indicó que las diferencias eran significativas entre los tres grupos (ANOSIM 18. Tabla 4), aunque aquellas entre los períodos 2 y 3 fueron menores (coeficiente R más pequeño).

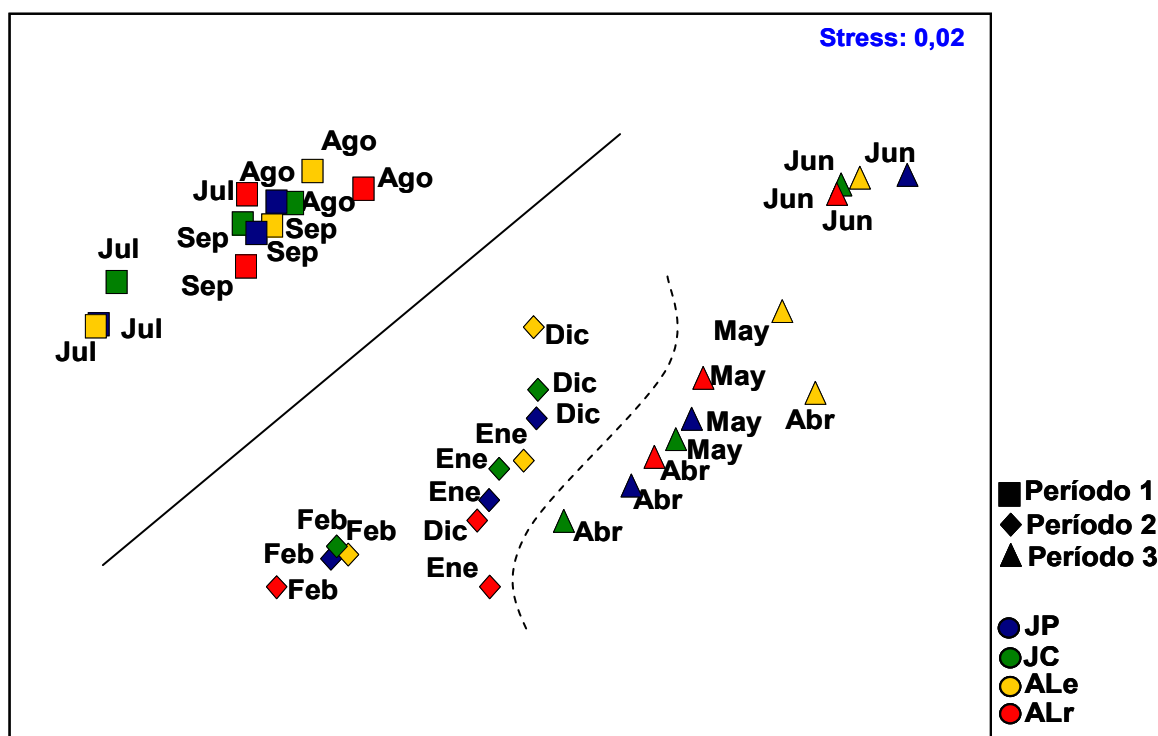


Fig. 19. Análisis MDS. Ordenación de muestras según variables físico-químicas del agua seleccionadas. Stress= medida de la bondad de ajuste de la ordenación representada en el gráfico al orden de rangos dados por las disimilitudes entre muestras. Línea entera: separación de las muestras de los períodos 1 y 2; Línea discontinua: separación de las muestras de los períodos 2 y 3. Período 1: julio-septiembre, Período 2: diciembre-febrero; Período 3: marzo-mayo

Finalmente, sobre el primer eje del ACP de la figura 18, las muestras quedaron separadas en tres grupos en virtud de las variables relacionadas con la luz y la química del agua. Sin embargo el análisis ANOSIM 15 indicó que no eran significativas las diferencias entre por lo menos las dos fases más contrastantes con respecto a las variables relacionadas con la salinidad. En un Análisis de Componentes Principales que incluyó a las concentraciones de 7 iones principales (excluyendo al sulfato debido a su distribución diferente a la normal) tampoco se observó la separación entre muestras de diferentes fases, disponiéndose las mismas en un gradiente más que en grupos separados (Fig. 20. Tabla 9). Las variables Na^+ , K^+ , Cl^- y Mg^{+2} tuvieron contribuciones relativamente elevadas en el eje 1 (% var.expl.: 58%). En cambio, el eje 2 (%var. expl.: 20,4%) tuvo elevadas contribuciones de $\text{CO}_3^{=}$ en el sentido positivo y de

HCO₃⁻ en el negativo. La variación contenida en la variable Ca⁺² se segregó en un tercer eje (% var. expl.: 17,3).

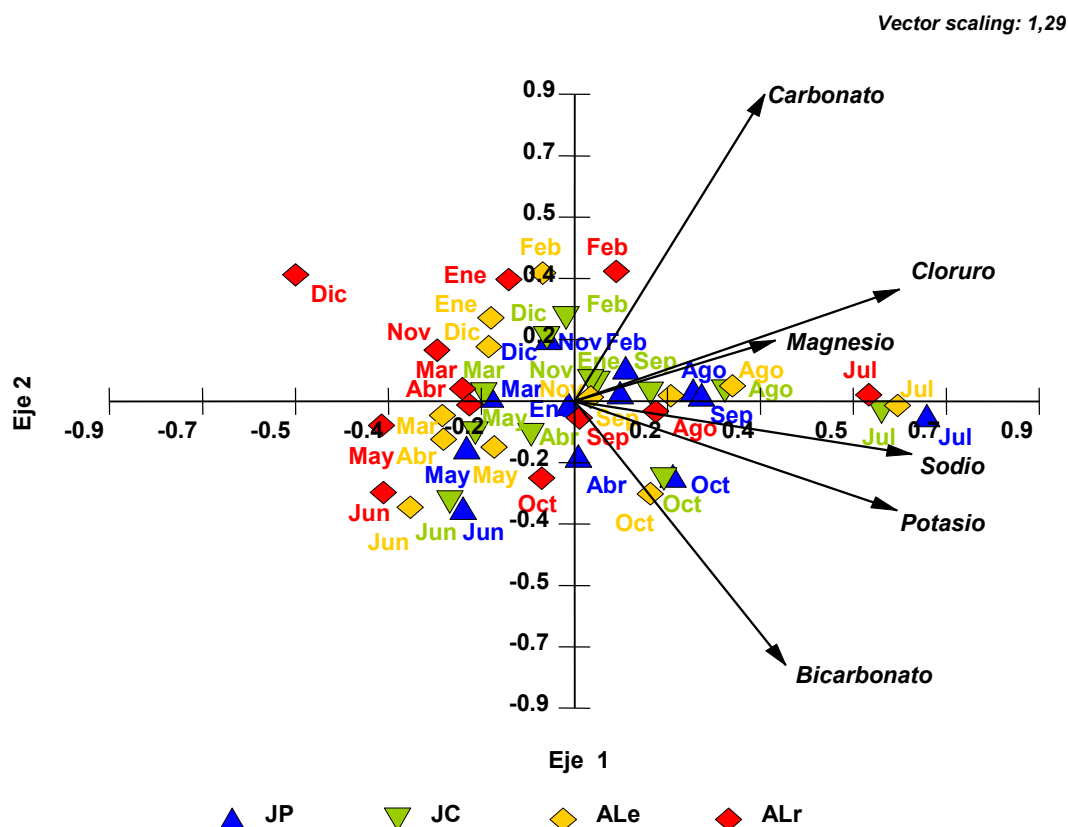


Fig. 20. Análisis de Componentes Principales (ACP 2). Ordenación de muestras según las concentraciones de 7 iones principales. Plano definido por los ejes 1 y 2 de variación.

La ausencia de una separación en dos fases en el ACP 2 podría indicar que los cambios en las variables relacionadas con la salinidad fueron graduales siguiendo las variaciones del nivel hidrométrico. Esto contrasta con lo hallado en cuanto a la variables relacionadas con la luz, que resultaron en diferencias marcadas entre las muestras en coincidencia con los eventos de perturbación.

Fases contrastantes en la laguna Lacombe

Los análisis estadísticos evidenciaron dos ejes de variación principales: uno de condiciones lumínicas y otro de concentración de iones en el agua. Este último ocurrió en forma gradual desde condiciones de mayor a menor concentración. En cambio, las variaciones con respecto a los factores relacionados con la luz fueron contrastantes en octubre, produciéndose el mejoramiento de las condiciones lumínicas a partir de ese mes. Asimismo, la ordenación de las muestras indicó la diferenciación de tres períodos

separados. Estas y otras consideraciones llevaron a realizar un esquema de situaciones o períodos hallados en Lacombe:

***Período 1, Julio-Septiembre de 2001:** menor disponibilidad de luz en la columna de agua (mayor turbidez, menor transparencia, mayores concentraciones de materia orgánica e inorgánica en suspensión y de polifenoles solubles) y mayor salinidad (conductividad y concentraciones de casi todos los iones); concentraciones de fósforo total y de sílice moderadamente elevadas; macrófitas sumergidas presentes, aunque sus porcentajes de cobertura fueron mínimos o nulos en los diferentes sitios; elevada concentración de clorofila *a* activa y de densidad total del fitoplancton.

***Período 2, diciembre 2001-febrero 2002:** mejores condiciones lumínicas y menor salinidad; concentraciones de fósforo total relativamente menores a la fase anterior y concentraciones de sílice también comparativamente bajas e incluso mínimas; cobertura de macrófitas sumergidas generalmente elevada; menor densidad total fitoplanctónica y concentraciones de clorofila *a* activa relativamente bajas en la mayor parte del período.

*** Período 3, marzo – mayo 2002:** condiciones de elevada transparencia del agua, concentraciones iónicas y de nutrientes similares o menores a las del período anterior, con excepción de la sílice reactiva con concentraciones más elevadas; retracción de los manchones de macrófitas sumergidas; composición del fitoplancton diferente al período anterior; densidad fitoplanctónica y concentración de clorofila *a* activa similares o menores a las del período 2.

Las muestras de octubre y noviembre pueden considerarse como momentos con características transicionales. Así por ejemplo, en función del ACP 1, las muestras de octubre quedaron ubicadas en forma más cercana a las del período 1 y las de noviembre mejor asociadas a las del período 2. Las de marzo siempre se asociaron a las muestras de abril y mayo y por eso, a pesar de haber sido un período de perturbación se las incluyó dentro del tercer período. Las muestras de junio, en cambio, se segregaron en varios de los análisis en un grupo aparte, por lo que podrían corresponder a un nuevo cambio de situación en la laguna, establecido con posterioridad a la finalización de los muestreos.

Discusión

La laguna Lacombe: similitudes y diferencias con otras lagunas pampeanas

La alternancia de períodos multianuales húmedos y secos es un fenómeno natural y característico de la región pampeana que determina períodos de inundaciones y sequías respectivamente (Moncaut, 2003). Estos ciclos resultaron en un régimen semiárido para la región pero, desde los inicios de la década del '70, la llanura ha experimentado períodos de lluvias por encima de la media histórica. Este fenómeno provocó el cambio hacia un régimen subhúmedo-húmedo (Etcheverry, 2003). El presente trabajo se llevó a cabo durante un período considerado “de inundación” en la provincia de Buenos Aires (años 2001-2002; Moncaut, 2003; Chornomaz *et al.*, 2002).

Debido a su escasa profundidad y, por ende, su escasa relación volumen/superficie (y en el caso de Lacombe a su carácter arreico), la dinámica de las lagunas pampeanas se halla estrechamente relacionada con estas condiciones climáticas (Fernández Cirelli & Miretzky, 2004; Quirós *et al.*, 2002a). De esta forma, el nivel hidrométrico de Lacombe varía en forma mediata con las precipitaciones así como, también, con los períodos de mayor evaporación estival. Los cambios en el nivel se traducen en variaciones de la conductividad, la alcalinidad, la dureza total, las concentraciones de la mayoría de los iones (y por ende de los sólidos totales disueltos), disminuyendo durante los meses lluviosos o al mes posterior a los mismos y tendiendo a incrementarse durante el verano.

Ringuelet (1972), Ringuelet *et al.* (1967) y Dangavs (2005) caracterizan a estas lagunas pampeanas como cloruradas-sódicas en función de la concentración de iones principales. En Lacombe se cumplen las relaciones entre cationes ($\text{Na}^+ > \text{Mg}^{+2} > \text{Ca}^{+2} > \text{K}^+$), características de estos cuerpos de agua (Dangavs, 2005; Fernández Cirelli & Miretzky, 2004). Con excepción de los meses de verano, también se observan las relaciones características entre los aniones: $\text{Cl}^- > \text{HCO}_3^- > \text{CO}_3^{-2} > \text{SO}_4^{-2}$ (Fernández Cirelli & Miretzky, 2004). Durante los meses más cálidos, relacionado con valores de pH más elevado, el segundo lugar es ocupado por el carbonato en vez del bicarbonato. Este patrón temporal es diferente a lo señalado por Ringuelet *et al.* (1967), acerca de que el patrón cíclico anual de los bicarbonatos incluye valores máximos durante el período estival. Una posible explicación involucra la influencia de las macrófitas sumergidas. Las mayores concentraciones de carbonatos se registran en sitios AL relacionados con porcentajes de cobertura de macrófitas sumergidas más elevados. Las plantas, a través de la utilización del bicarbonato para realizar una

fotosíntesis intensa (Wetzel, 1983), pueden haber influido sobre las dinámicas de los iones en cuestión y, en consecuencia sobre el pH. En este sentido, si bien las diferencias espaciales verticales y horizontales de pH no son significativas estadísticamente, cabe notar que en varias fechas se hallan valores más elevados en los niveles 1 (superficie), 2 y 3 donde se dispuso una mayor cantidad de biomasa vegetal, que en los niveles 4 y 5 (fondo); en tanto que en el sentido horizontal, se puede observar en enero un gradiente de pH, disminuyendo desde los sitios con mayor cobertura hasta aquellos de menor cobertura vegetal (ALr → ALe → JC → JP). La oxidación biológica y química de materia orgánica acumulada en el fondo (Cole, 1988) también puede haber influido espacialmente sobre el pH en el sentido vertical. Las medidas de oxígeno disuelto en los perfiles son concordantes con esta observación, dándose las mayores variaciones en presencia de macrófitas sumergidas, con concentraciones menores o incluso mínimas en el fondo (octubre en ALe, diciembre y enero en JP, JC y ALe) y más elevadas debido a la fotosíntesis de las algas y las plantas acuáticas (Cole, 1988) a nivel superficial.

Los gradientes de disminución con la profundidad en los perfiles de pH y del oxígeno disuelto están relacionados con un gradiente de temperatura de octubre a enero. Varios autores han observado la formación de estos gradientes de temperatura en lagunas pampeanas que tienen, en general, una duración diaria (Ringuelet, 1968; Ringuelet, 1972; Quirós *et al.* 2002 a; Dangavs, 2005; entre otros).

Dangavs (2005) caracteriza a las lagunas pampeanas como cuerpos de agua con transparencia relativamente escasa (< a 50 cm), observándose aguas más claras en zonas vegetadas y en invierno. En la laguna Lacombe el mayor desarrollo del fitoplancton en invierno y de las macrófitas en la primavera y el verano determinan condiciones temporales de transparencia diferentes a las planteadas por ese autor.

En general, en los cuerpos de agua pampeanos, los picos máximos de abundancia algal fitoplanctónica ocurren en primavera o en verano, aún en presencia de vegetación (Izaguirre & Vinocur, 1994 a, Yacubson, 1965, Guarrera, 1962). Entre las causas se cuentan fenómenos de concentración dados por períodos secos (Izaguirre & Vinocur, 1994 b) y temperaturas y fotoperíodos favorables para la producción fitoplanctónica (Reynolds, 1984). Sin embargo, en Lacombe, las mayores densidades y valores de clorofila *a* activa ocurren en invierno, por lo que otros factores afectan al fitoplancton, especialmente en el período primaveral más favorable. En particular, el desarrollo de cladóceros en el zooplancton en octubre y noviembre (Ardohain, 2008) puede haber influido en el posterior desarrollo de esta taxocenosis.

Los valores más elevados de densidad fitoplanctónica de los primeros 3 meses son similares a la densidad media observada en lagunas pampeanas escasamente

vegetadas (36.191 ind/ml; Izaguirre & Vinocur, 1994 a), alejándose de los valores típicos de una floración (100.000-200.000 ind/ml; Izaguirre & Vinocur, 1994 a). En cambio, la densidad total en el resto del período está próxima al promedio para lagunas con vegetación acuática desarrollada (5.831 ind/ml; Izaguirre & Vinocur, 1994 a). En forma similar, las concentraciones de clorofila *a* activa registradas en los primeros 3 meses y en noviembre se aproximan a la concentración media del pigmento característica de las lagunas turbio-orgánicas dominadas por el fitoplancton (103 mg/m³; Quirós *et al.*, 2002 b). En cambio, en el resto de los meses los valores son próximos a la media en lagunas claras dominadas por plantas sumergidas (19 mg/m³; Quirós *et al.*, 2002 b).

Con respecto a las macrófitas sumergidas, el crecimiento de los manchones de *Stuckenia striata* y *Myriophyllum quitense* (que se inició en primavera y culminó en verano) es concordante con las dinámicas poblacionales descritas para los taxa emparentados, *Potamogeton pectinatus* (Yeo, 1965) y varias especies de *Myriophyllum* (Smith *et al.*, 2002). Además, relacionadas con el período de mayor desarrollo del fitoplancton, se observan dos posibles estrategias de supervivencia con respecto a estas plantas. *Stuckenia striata* con ejemplares dispersos, fijos al sedimento habría adoptado una estrategia de tolerancia frente a las condiciones lumínicas desfavorables. *Potamogeton pectinatus*, una especie estrechamente emparentada con *S. striata* (Wiegand, 1988), ha sido registrada bajo este tipo de condiciones adversas, considerándose como un taxón tolerante a niveles intermedios de turbidez (Van den Berg *et al.*, 1999; Van den Berg *et al.*, 2003) y de salinidad (Scheffer, 1998), creciendo en sitios más someros y reparados (Scheffer, 1998; Van den Berg *et al.*, 2003). Por otro lado, los cortos ejemplares de *Myriophyllum quitense* hallados flotando en la orilla indicarían una estrategia de producción de yemas y autofragmentación (Smith *et al.*, 2002). Las plantas de esta especie suelen permanecer en ese estado durante las épocas más desfavorables para luego propagarse durante la estación de crecimiento (Washington State Department of Ecology, 2007).

La expansión de los *stands* de macrófitas coincide con el pulso de nutrientes dado por las precipitaciones de octubre. En particular, el fósforo total (la mayor parte derivado de la escorrentía superficial) alcanza los valores máximos para todo el estudio, quedando comprendidos en los rangos de concentración citados para otras lagunas pampeanas dados por Quirós (2000): 23-1.288 µgP/l, o por Izaguirre & Vinocur, (1994 a): 20 - 610 µg P/l. A partir de este pulso, tanto la resuspensión como los factores biológicos internos dentro del sistema podrían haber jugado un papel importante en el control de las concentraciones de este nutriente. La influencia de la

resuspensión es evidenciada por las correlaciones significativas del fósforo total y casi todas las fracciones de fósforo con la materia inorgánica del agua. Dado que la laguna no presenta afluentes, la mayor parte de esta fracción suspendida proviene del propio lecho lacunar o a partir del agua de escorrentía. Por otro lado, probables evidencias de la incorporación del fósforo a la biomasa planctónica se obtienen al comparar las fracciones del fósforo reactivo soluble y del fósforo reactivo particulado.

Tanto el amonio como el nitrato+nitrito muestran una dinámica también relacionada con los eventos de precipitaciones, siempre manteniendo una relación en la que el amonio alcanza mayores concentraciones que los nitratos+nitritos. Según Quirós (2003) esta relación es frecuente en lagos someros con concentraciones de fósforo total superiores a 70-90 µg/l.

A diferencia del fósforo y el nitrógeno, las concentraciones de sílice reactiva están controladas por otros factores distintos que los eventos de lluvias. En Lacombe, la dinámica del nutriente es estacional, disminuyendo en la primavera y el verano, coincidiendo así, con el período más favorable para el crecimiento algal. Al ser consumido por las diatomeas, la concentración de sílice generalmente disminuye, pero cuando estas algas mueren y se descomponen al final del verano, enriquecen gradualmente el agua con este compuesto (Hutchinson, 1975; Wetzel, 1981; Cole, 1988). Así, los aumentos de febrero hasta mayo pueden haber tenido un origen biogénico. Sin embargo, los valores elevados hallados en junio están mejor relacionados con el aporte desde la cuenca, tal como fue indicado a partir de la comparación con las concentraciones de sílice en el agua del pozo cercano a la laguna. Miretzky & Fernández Cirelli (2004) hallan que ésta es la principal entrada de la sílice en la laguna de Chascomús, constituyendo hasta un 70% del total de la sílice disuelta que recibe ese limnótomo. Las concentraciones halladas en Lacombe superan las de la laguna de Chascomús (0,1 a 2,7 mg/l; Miretzky & Fernández Cirelli, 2004) en varias ocasiones.

Los patrones exhibidos por las variables, expuesto en los párrafos anteriores, y las pruebas estadísticas realizadas, dan cuenta de que las mayores variaciones en los valores se dan en el tiempo más que en la dimensión espacial, ya sea vertical u horizontal. Ello sugiere que frente a una perturbación, los diferentes sitios y las comunidades son afectados y responden en forma similar.

En Lacombe, estas variaciones temporales se dan en tres ejes principales de variación: 1) condiciones de luz en la columna de agua, 2) valores de conductividad y concentración de componentes químicos relacionados, 3) temperatura, pH y macrófitas sumergidas. Los cambios en cuanto al primero operan en forma marcada a partir de octubre, en tanto que con respecto al segundo, si bien hay disminuciones

más pronunciadas en coincidencia con las lluvias, la variación es más gradual. El tercer eje, no menos importante, introduce en el análisis una componente estacional.

¿Se pueden considerar a las fases observadas, estados estables alternativos?

La estabilidad es la capacidad de un sistema para retornar a un estado de equilibrio luego de una perturbación temporaria (Holling, 1973). En esta definición la estabilidad es una propiedad del sistema y el grado de fluctuación alrededor de estados específicos es el resultado. Cuanto más rápido el sistema vuelva a un estado determinado y cuanto menos fluctúe para alcanzarlo, entonces más estable será.

Otra característica de un sistema es la “resiliencia”, que puede definirse como la capacidad de un sistema de absorber los cambios en las variables de estado, las funciones forzantes y los parámetros, manteniendo al mismo tiempo las mismas relaciones entre los elementos del sistema (Holling, 1973). Es decir, resiliencia es la capacidad de un sistema de experimentar perturbaciones reteniendo al mismo tiempo su estructura, función, controles y, por ende, su identidad (Walker *et al.*, 2006). En esta definición, la resiliencia es una propiedad del sistema y la persistencia de las relaciones o la probabilidad de extinción de alguno/s de sus elementos es el resultado (Holling, 1973). Para establecer si los períodos discriminados son estados estables alternativos, se deben analizar estas propiedades con respecto al sistema de estudio determinando si la estructura y los factores de control se mantuvieron o no luego de las perturbaciones registradas.

Dados los tres períodos significativamente diferentes entre sí evidenciados por medios estadísticos y los tres eventos de perturbación relacionados con las precipitaciones, el análisis de la retención de las características particulares de cada período luego de un evento de perturbación, resulta en las siguientes consideraciones:

>> Luego del aumento de nivel del agua y de la concentración de nutrientes en agosto las estructuras de las taxocenosis de macrófitas sumergidas y del fitoplancton continúan siendo similares a las halladas en julio (fitoplancton dominado por *Planktolyngbya minor* y *Oocystella parva* y una cobertura casi nula de plantas, dada por ejemplares dispersos tanto de *Stuckenia striata* como de *Myriophyllum quitense*). En esa situación, el factor control, la turbidez dada por el fitoplancton y la materia inorgánica en suspensión, continúa determinando una menor disponibilidad de luz en la columna de agua. *Por ende, puede considerarse que el sistema del período 1 es resiliente frente a las perturbaciones de agosto.*

>> Luego del aumento de nivel del agua, el incremento de nutrientes y de la temperatura y alargamiento del fotoperíodo en octubre, se registra la expansión de los *stands* de macrófitas sumergidas. También se operan cambios en la estructura del fitoplancton tanto en la composición como en la abundancia. Condiciones como una mayor estabilidad en la columna de agua debido al crecimiento de macrófitas sumergidas o el pastoreo pueden haber tenido participación en el cambio estructural observado. El primer factor puede haber afectado especialmente a *P. minor*. Las oscilatorias han sido citadas como dominantes en situaciones de mezcla (Scheffer, 1998; Reynolds, 1984) debido a su tolerancia frente a la escasa disponibilidad de la luz dada por la resuspensión del sedimento y por ellas mismas (Scheffer, 1998). Además, al carecer de vacuolas, son incapaces de regular su posición en la columna, necesitando de la resuspensión para contrarrestar su propia sedimentación. Por otra parte, el pastoreo de cladóceros como *Ceriodaphnia dubia* y *Bosmina huaronensis* (Ardohain, 2008) puede haber colaborado en la merma de *O. parva* y de los taxa que desaparecieron en octubre, *Monoraphidium pusillum* y *Ankistrodesmus spiralis*. Un efecto del pastoreo también es sugerido por el crecimiento, en noviembre, de colonias macroscópicas de *Microcystis aeruginosa*, un taxón difícilmente consumido por estos pastoreadores. Además de estos cambios en el fitoplancton, el desarrollo de las macrófitas es acompañado de varios fenómenos como el aumento de la transparencia, de las concentraciones de oxígeno disuelto y pH en los niveles más superficiales, la disminución de fósforo y sus fracciones y el aumento de la abundancia de cladóceros. Estos hechos indican la influencia y control de las plantas sobre la disponibilidad de luz en la columna, sobre los procesos bioquímicos, las concentraciones de nutrientes en el agua y, a través de su función de refugio, el aumento de la supervivencia de pastoreadores del fitoplancton. *Se considera entonces, que dado el cambio en las estructuras de las taxocenosis y los controles, el sistema del período 1 no es resiliente frente a las perturbaciones de octubre-noviembre, pasándose a otra situación, el período 2.*

>> Las precipitaciones en marzo, del orden del doble que las de octubre, conllevan al aumento del nivel del agua y tienen un efecto dilutorio con respecto a algunos nutrientes (fósforo reactivo soluble y amonio). Los *stands* de macrófitas sumergidas son afectados por la elevación del nivel hidrométrico, quedando sólo plantas dispersas. El fitoplancton cambia su estructura a otra más variada (aparición de varias especies codominantes de cianofitas y aumento de los taxa ya presentes *Cyclotella meneghiniana* y *Cryptomonas erosa*), aunque su abundancia continúa siendo baja. La disminución de la cobertura de macrófitas sumergidas puede haber relajado ciertos mecanismos de control ejercidos por ellas, por ejemplo, se observa el aumento de *P.*

minor (una especie común en período 1) y un leve aumento de la densidad fitoplanctónica. Los cambios generados en la composición del fitoplancton indicarían que hay un pasaje a un período diferente al período 2. Por un lado, esto puede ser interpretado como la afectación temporal del sistema en su estado claro, reestableciéndose nuevamente los mecanismos de control dados por las macrófitas con la recuperación de los stands. Así, el sistema muestra características resilientes frente a las perturbaciones de marzo. Por otro lado, Scheffer (1998) señala la posibilidad de un tercer tipo de estado, denominado “mixed phytoplankton”, en el que domina una asociación diversa de especies fitoplanctónicas. Según el autor, en lagos someros este estado es escasamente probable en función de la poca profundidad y los parámetros críticos necesarios de sombreado necesario para que se desarrolle este estado. Agrega, además, que su ocurrencia es más probable en lagos profundos. No obstante, las condiciones particulares desarrolladas luego de las precipitaciones de marzo, a las que se puede sumar un cambio en la composición y un aumento de la biomasa de zooplancton dada por rotíferos (Ardohain, 2008), podrían ser interpretadas como un estado de este tipo desarrollado desde marzo hasta mayo inclusive, reestableciéndose luego en junio el estado claro. En esta interpretación el período de afectación constituye un estado separado, mientras que, desde la primera perspectiva sólo se trata de una oscilación del sistema alrededor de un estado claro.

La verificación de cambios en los mecanismos de estabilización o controles (“qualitative reasoning”, según Scheffer & Carpenter, 2003) no es suficiente para demostrar que un cuerpo de agua puede presentar estados estables alternativos (Scheffer, 2001). En ese sentido, Scheffer & Carpenter (2003) señalan que se pueden obtener evidencias de tres fuentes distintas: datos de campo, experimentos y aplicación de modelos

Puntualmente, a partir de los datos de campo, se pueden obtener pistas a través de la observación de cambios marcados de estado a lo largo de una serie temporal de datos suficientemente larga, y de la observación de distribuciones multinormales de las variables de estado (Carpenter, 2001). En el caso de Lacombe, la información acerca de cambios de estado en el pasado es fragmentaria y anecdótica (Martínez Leanes, com.pers.). Sin embargo, esos datos, junto con las observaciones dadas por Drago (2004), así como también los registros de los muestreos realizados entre 2005-2006 en una etapa posterior del presente proyecto de investigación, señalan la ocurrencia de fases claras o turbias más o menos perdurables en esta laguna. Con respecto a la distribución multinormal de las variables de estado, dados los histogramas ya presentados en los resultados, tanto el porcentaje de cobertura de macrófitas sumergidas como la concentración de la clorofila *a* activa del fitoplancton tienen

distribuciones bimodales, sugiriendo de esta forma, la existencia de por lo menos dos estados.

Scheffer (1998) y Carpenter (2001) señalan además, que los “síntomas de histéresis” también pueden constituir una evidencia de la alternancia de estados. La histéresis, se define como la tendencia de los sistemas con estados estables alternativos a mantenerse en el mismo estado a pesar de la ocurrencia de cambios en las condiciones externas (Scheffer, 1998). Así, cuando un sistema presenta histéresis, los pasajes de estado se producen a diferentes valores críticos del factor control (“*thresholds*”), generándose que la trayectoria del pasaje de un estado a otro es diferente a la trayectoria de retorno desde el segundo estado hasta el primero (Scheffer *et al.*, 2001). La mejor manera de evidenciar esta cualidad del sistema es a través de la experimentación en la cual se hace aumentar y luego disminuir la variable control (Scheffer, 1998). Como estos experimentos son difíciles de llevar a cabo en ambientes reales se puede tomar ventaja de un grupo importante de datos de campo sobre lagunas que sean comparables, o bien de extensas series de observaciones en un mismo cuerpo de agua a lo largo del tiempo (Scheffer, 1998).

En el primer caso, se cuenta con el trabajo de Quirós *et al.* (2002 b) que, haciendo un corte sincrónico, caracterizan a numerosas lagunas de la Provincia de Buenos Aires en turbias o claras. Varias lagunas pampásicas incluidas en dichos estudios parecen mantenerse en un estado determinado. Por ejemplo, la laguna de Chascomús es un cuerpo de agua turbio, lo que se debería principalmente a las partículas inorgánicas y al fitoplancton (Yacubson, 1965, Miretzky *et al.*, 2002) mantenidas en suspensión por la circulación vertical permanente (Chornomaz *et al.*, 2002, Torremorel *et al.*, 2007). O por el contrario, en la laguna La Rosita, una situación de elevada transparencia es promovida por la presencia constante de las macrófitas sumergidas, aún durante el invierno (Dos Santos *et al.*, 2008). En otras lagunas como El Burro o Monasterio, sin embargo, se han observado en forma casual fases claras y turbias (observación personal), no habiéndose registrado los pasajes de una situación a otra. En la laguna San Miguel del Monte, se ha documentado el cambio desde un período turbio a otra claro (Solari *et al.*, 2002; Solari *et al.*, 2003) comparable con el pasaje observado en Lacombe en el presente estudio, dado que la fase de aguas claras se extendió durante el período de desarrollo de *Potamogeton pectinatus* y que la declinación de cianofitas filamentosas, dominantes de la fase turbia, se produjo luego de un período de fuertes lluvias.

En el segundo caso, el conjunto de datos registrados en la presente investigación corresponde a una serie cronológica corta, por lo que sólo se puede constatar una tendencia no lineal de las variables de estado y factores control

testeados. Así, el “porcentaje de cobertura de macrófitas sumergidas” frente a los factores control “concentración de fósforo total” y “transparencia” presenta un límite marcado entre valores pertenecientes a las diferentes fases. Estos límites se corresponden a 250 $\mu\text{gPT/l}$ en el caso del fósforo total y 38 cm en el caso de la transparencia. (Fig. 21, línea roja de puntos).

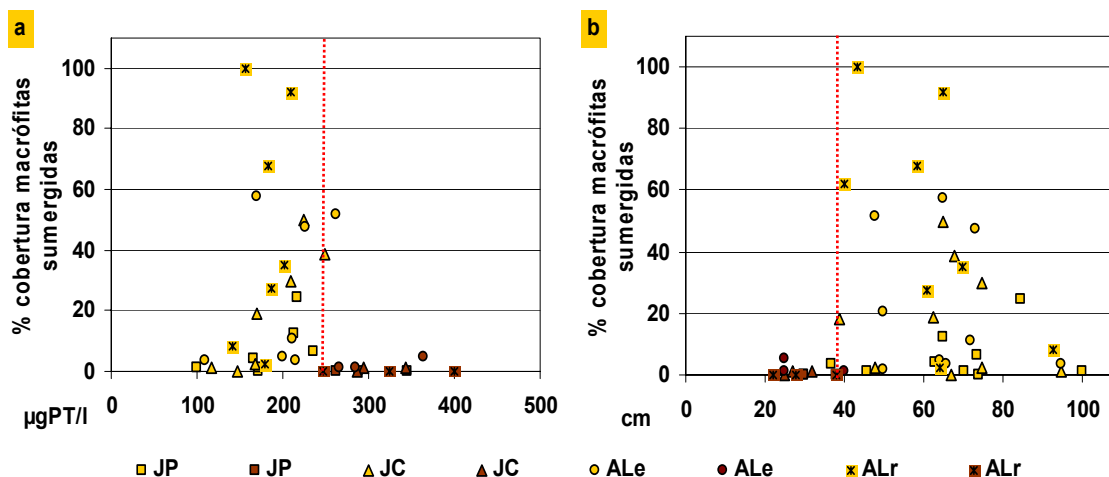


Fig. 21. Porcentaje de cobertura de macrófitas sumergidas y a) concentración de fósforo total en el agua ($\mu\text{gPT/l}$); b) transparencia (cm). Símbolos amarillos: valores considerados dentro de la fase clara; Símbolos marrones: valores considerados dentro de la fase turbia. En a) los valores de octubre y noviembre fueron excluidos.

En forma similar, también se constata la tendencia no lineal de la variable de estado “concentración de clorofila del fitoplancton” con respecto a la concentración de fósforo total, cuyo valor límite también se ubica hacia los 250 $\mu\text{gPT/l}$ (Fig. 22).

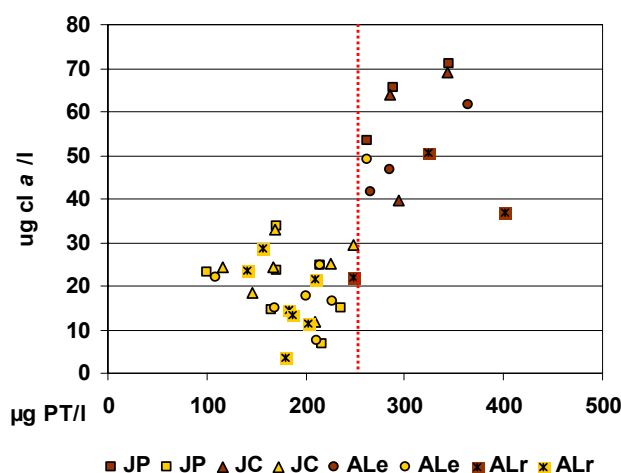


Fig. 22. Concentración de clorofila a del fitoplancton ($\mu\text{g chl a / l}$) y concentración de fósforo total en el agua ($\mu\text{gPT/l}$) Símbolos amarillos: valores considerados dentro de la fase clara; Símbolos marrones: valores considerados dentro de la fase turbia. Los valores de octubre y noviembre fueron excluidos

En estos gráficos también puede observarse que no existe un rango de valores del factor control en el que se den valores de las variables de estado representativos de ambas fases. Quizás esto se deba a la escasa cantidad de datos. Por lo tanto, la

única aseveración posible es que se trata de una tendencia no lineal, no pudiendo discriminar si el sistema presenta histéresis o no.

Conceptualmente, el período 1 y el 2 coinciden en sus características con los estados turbio y claro respectivamente, definidos por Scheffer (1998). El período 3 puede interpretarse como una oscilación del sistema estudiado dentro del marco de un estado de aguas claras o bien como una expresión del tercer estado “mixed phytoplankton”. En consecuencia, en Lacombe pueden discriminarse claramente entre dos fases, una turbia y otra clara, teniendo en cuenta la posibilidad de una tercera, “mixed phytoplankton”. Aunque sea discutible si estas fases son estados alternativos o no, el cuerpo de evidencias aportado sugiere que en Lacombe estas configuraciones del sistema deben ser consideradas como netamente diferentes una de la otra, con estructuras de las taxocenosis características y controles propios.

Estacionalidad y pasaje de fases en la laguna Lacombe

En los lagos someros de zonas templadas la abundancia de macrófitas sumergidas depende fuertemente del clima (Scheffer, 1998). Las plantas pueden permanecer activas durante inviernos suaves, o sobrevivir en zonas reparadas o desaparecer totalmente con el frío intenso (Scheffer, 1998), lo que dependerá de la especie que se trate. En Lacombe, la cantidad de plantas tanto de *Myriophyllum quitense* como de *Stuckenia striata* disminuye marcadamente en los meses más fríos. Esta dinámica indica que el estado de aguas claras observado en Lacombe puede haberse producido debido a la estacionalidad dada en el desarrollo de las macrófitas sumergidas. Un fenómeno similar se registró en la laguna San Miguel del Monte (Solari *et al.*, 2002; Solari *et al.*, 2003).

Esto sugiere que, para el período estudiado, el factor interno “macrófitas sumergidas” podría haber sido el que, en principio, empuja al sistema hacia el cambio de estado. Este pasaje ha de estar impulsado por la natural dinámica de estas plantas en torno al fotoperíodo y la temperatura, subordinada a factores control que operaron en la laguna (precipitaciones, entrada de nutrientes, disponibilidad de luz). En última instancia, puede interpretarse que las fases en algunas lagunas pampeanas dependen en gran medida de que las condiciones de luz, temperatura y nivel del agua sean favorables durante la primavera para el desarrollo de las plantas sumergidas. Si las condiciones son desfavorables entonces el pasaje de estado, impulsado por la estacionalidad del crecimiento de las plantas, no se produce. Evidencias en ese sentido fueron recogidas durante los muestreos posteriores (2005 - 2006) en este mismo cuerpo de agua.

Durante el período de crecimiento de las macrófitas se registró una baja transparencia del agua, desarrollándose durante toda la primavera y el verano una fase turbia. Cabe señalar sin embargo, que durante todo este período se observaron plantas pequeñas de *Myriophyllum* sp. en una estrecha franja entre los 30 y 80 cm de profundidad y ejemplares sueltos flotando en las orillas. Ello habría constituido mecanismos de supervivencia a las condiciones desfavorables (tolerancia en zonas más iluminadas y con sustrato propicio + autofragmentación), así como lo es también la producción de turiones en el caso de *Stuckenia*, conformando de esta manera una simiente para la posterior estación de crecimiento (datos no publicados).

Perturbaciones y el pasaje de la fase turbia a la clara en la laguna Lacombe

Las perturbaciones ocurridas en octubre 2001 durante el pasaje hacia el estado claro (precipitaciones, aumento del nivel del agua y aumento de la concentración de fósforo total dado por el incremento de la fracción reactiva soluble) suelen afectar a las macrófitas sumergidas. Por esta razón, en diferentes trabajos, entre los que se pueden citar los de Scheffer *et al.* (1997) y Folke *et al.* (2004), son frecuentemente citadas como impulsoras de pasaje desde estados claros hacia estados turbios. Esto lleva a realizar la siguiente consideración: si las perturbaciones dirigían al sistema en dirección de una fase turbia, el sistema tuvo que absorber el efecto de las mismas para poder seguir adelante con el establecimiento hacia la fase clara.

Con respecto al aumento del nivel hidrométrico, si éste se produce en primavera, su efecto suele ser más dañino, dado que se reduce la disponibilidad de la luz durante el período de crecimiento de las plantas (Coops *et al.*, 2003; Beklioglu *et al.*, 2006). En Lacombe, si bien las precipitaciones de octubre hacen aumentar el nivel del agua, las plantas pueden continuar desarrollándose, sugiriendo que su crecimiento comienza antes de la elevación del nivel del agua y que este incremento de nivel es lo suficientemente gradual como para permitir que las macrófitas puedan alcanzar la superficie con mejores condiciones de luz. Por otro lado, la disminución de la biomasa del fitoplancton (dada por el efecto dilutorio del aumento del nivel del agua) también debe haber colaborado mejorando la disponibilidad de luz en la columna y favoreciendo entonces a las plantas.

En relación a los nutrientes, la entrada de éstos a un sistema debe ser canalizada hacia los diferentes niveles tróficos, de acuerdo con el tipo de organismos que hubiere y las relaciones tróficas que mantuvieran. Así, en numerosos cuerpos de agua claros, los aportes de fósforo son mayormente conducidos desde el fitoplancton hacia el

zooplancton eficiente y no queda acumulado en las algas fitoplanctónicas (Carpenter & Cottingham, 1997). En Lacombe, el aumento de cladóceros y un cambio estructural del fitoplancton (que indicaría la ocurrencia de pastoreo) sugieren que esa vía está activa desde octubre inclusive, constituyendo entonces un mecanismo para absorber parte de la perturbación ejercida sobre el sistema.

Las macrófitas sumergidas pueden haber constituido otro mecanismo de desvío de fósforo reactivo soluble hacia otros compartimientos, ya que también pueden haber consumido parte del aporte. Sin embargo, debe tenerse en cuenta que las macrófitas sumergidas toman fósforo y nitrógeno además de otros elementos (hierro, micronutrientes y metales traza) a partir de los sedimentos (James & Barko, 1998). Las especies que se desarrollaron en Lacombe tienen raíces y, por lo tanto, su fuente principal de nutrientes debe ser el lecho lacustre. En ese sentido, en la mayoría de los sitios se registra una disminución del fósforo total en los sedimentos relacionada con el desarrollo de las plantas (ver Apartado: Estructura y dinámica de los ensambles epipélicos).

Precedentemente se ha señalado a la “estabilidad” y la “resiliencia” como propiedades de un sistema. Cuando se analizan los hechos acaecidos entre septiembre a octubre, las observaciones sugieren la ocurrencia de una combinación entre características resilientes del estado claro que se estaba gestando a partir del desarrollo de las macrófitas y una menor resiliencia del fitoplancton presente en la fase turbia. Por un lado, a pesar de la ocurrencia de las perturbaciones reconocidas como impulsoras de fases turbias, el sistema pudo seguir la trayectoria hacia el establecimiento de la fase clara a través de los mecanismos explicados en los párrafos anteriores. Por otro lado, dadas las disminuciones en la densidad del fitoplancton durante agosto y septiembre (no así de la concentración de clorofila), probablemente relacionadas con densidades moderadas de cladóceros como *Ceriodaphnia dubia* y especies de *Alona* en esos meses (Ardohain, 2008), la resiliencia del sistema de la fase turbia ya hubiera sido menor, antes del crecimiento de las macrófitas, favoreciéndose de esta forma el pasaje hacia la fase clara cuando las condiciones ambientales comenzaron a cambiar. En este sentido, los componentes de una perturbación, tales como su rango de variación, época del año en que ocurre, y periodicidad (Casco & Toja, 2003) tienen importancia. En la medida en que éstos sean más predecibles, mayor probabilidad tendrá el sistema a ser resiliente frente a la perturbación (“memoria histórica del sistema”).

Interpretación de las fases y perturbaciones ocurridas en Lacombe

La figura 23 resume las observaciones acerca de la interpretación de las fases y perturbaciones ocurridas en la laguna Lacombe.

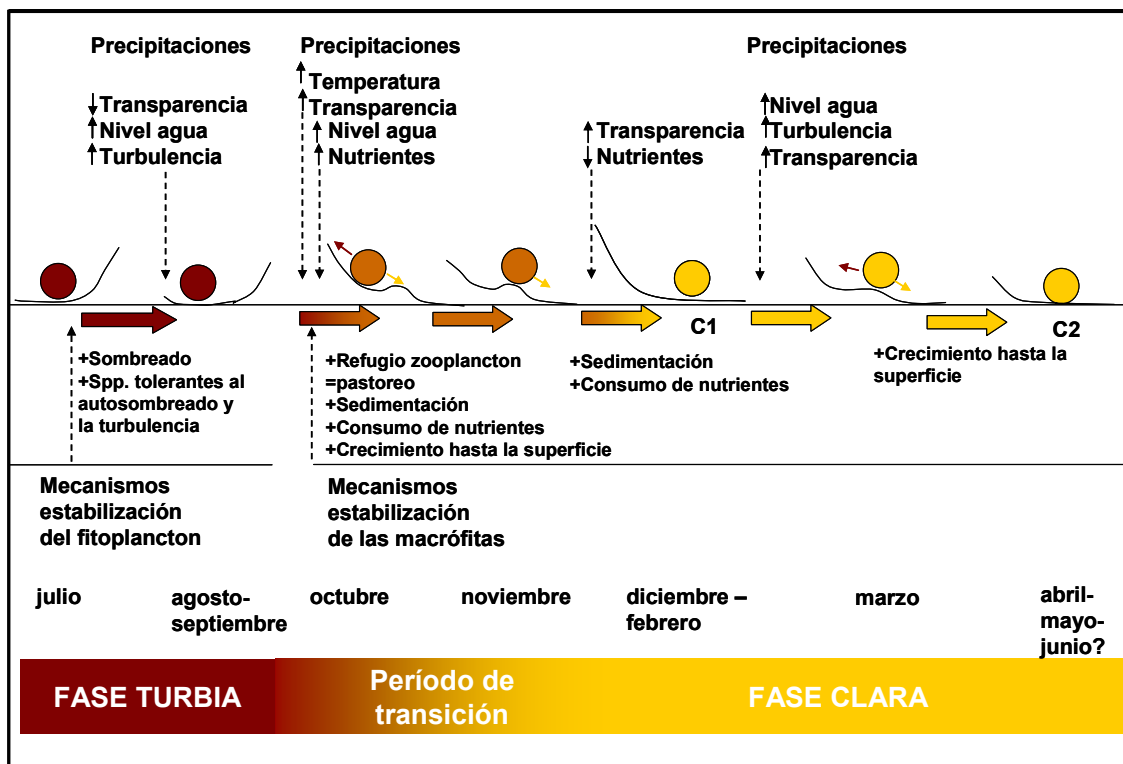


Fig. 23. Interpretación de las fases y perturbaciones ocurridas en Lacombe.

Símbolos y referencias: Círculo: sistema; Línea base: fases de equilibrio; Perturbaciones: factores por encima del diagrama; Factores dados por la organización interna: factores por debajo del diagrama; C1: primer período de la fase clara; C2: segundo período de la fase clara.

En este tipo de modelos, las zonas cóncavas (∪) representan dominios de atracción, es decir, estados en los que el sistema tenderá a situarse. Al contrario, las zonas convexas (∩) representan dominios de repulsión, situaciones inestables de las que el sistema tenderá a salir. La influencia de factores tanto externos como internos podrán empujar el sistema fuera de un dominio de atracción, pasando por una fase inestable de cambio, hacia otro dominio de atracción diferente; o también, podrán a través de una influencia extendida en el tiempo, mantener a un sistema en un estado inestable. Paralelamente, las formas de estos dominios de atracción o repulsión no son permanentes, sino que cambian a lo largo del tiempo dadas las variaciones en el ambiente y la propia historia de las comunidades.

Durante los primeros tres meses se desarrolla una fase turbia con mecanismos de estabilización dados por el fitoplancton (dominancia de una oscilatoria tolerante al autosombreado y la turbulencia, limitación en la penetración de la luz). Luego de las perturbaciones de agosto dadas por las precipitaciones, el sistema continúa sin mayores cambios en esa misma fase, mostrándose resiliente. Con el aumento de temperatura (y del fotoperíodo) comienza el crecimiento de las macrófitas sumergidas,

ayudadas, quizás, por el efecto de una abundancia moderada de los pastoreadores sobre el fitoplancton. Los dominios de atracción cambian entonces hacia el establecimiento de una fase clara. Sin embargo, el aumento del nivel del agua sumado a la entrada de nutrientes por escorrentía, promovidos por las lluvias de octubre constituyen perturbaciones que pueden dirigir al sistema hacia una fase turbia nuevamente. El rápido crecimiento de las macrófitas hasta la superficie, a niveles de mejores condiciones de luz y el consumo de parte de los nutrientes, el aumento de la tasa de sedimentación de partículas suspendidas, así como el refugio para el zooplancton herbívoro creado por ellas mismas, son mecanismos a través de los cuales el sistema continúa en una trayectoria hacia el establecimiento definitivo de la fase clara. La misma se alcanza en diciembre, desarrollándose sin mayores cambios hasta febrero. En marzo, relacionado con el marcado aumento de nivel del agua, los *stands* de macrófitas se retraen a zonas más someras, disminuyendo además su cobertura. El dominio de atracción vuelve a cambiar, con la posibilidad de que a partir de la retracción de las macrófitas se establezca una nueva fase, por ejemplo una de tipo “mixed phytoplankton” o, bien, como se considera en el modelo gráfico, que sea una oscilación del sistema en el estado claro dado que se muestra resiliente con la recuperación de los manchones ya a partir de abril. Dadas las características particulares que presenta el sistema en junio, la situación de este mes probablemente representa otra oscilación de la fase clara.

Los pasajes de estado o tendencias no lineales observados en sistemas ecológicos surgen de procesos y estructuras que interaccionan a través de diferentes escalas con estructuras y procesos de cada escala en particular (Walker *et al.*, 2006). Los cambios ocurridos en las variables ambientales influyen al plancton y a las macrófitas sumergidas, que a su vez inician procesos o constituyen estructuras cuyos efectos repercuten en una escala superior, el ecosistema lagunar. Sin embargo, en este esquema se dejan afuera otros componentes que son influenciados por el pasaje de estado y que al mismo tiempo pueden tener participación en el desarrollo del mismo. En este sentido, comprender la dinámica del epifiton sobre macrófitas emergentes y sumergidas y el epipelon, y sus posibles roles dentro del sistema ayudaría a explicar en forma más completa la capacidad que tuvo el sistema estudiado para absorber las perturbaciones y mantenerse en una u otra fase.

EL EPIFITON Y SU RELACION CON LAS FASES CONTRASTANTES EN LA LAGUNA LACOMBE

Introducción

Uno de los problemas en el seguimiento de los cambios de las comunidades epifitas en relación con los estados alternativos de equilibrio es que, durante los estados de aguas turbias, las macrófitas sumergidas declinan, desapareciendo con ellas también los epifitos asociados. La captación aérea de la luz y de gases otorga a las macrófitas emergentes independencia con respecto a estos recursos en el medio acuático permitiendo su desarrollo, más allá de la situación en la que se encontrase el cuerpo de agua. El estudio del epifiton sobre las plantas emergentes provee, entonces, de material de estudio por períodos más largos y en cualquiera de los estados de equilibrio de la laguna. Otra ventaja que presenta el estudio de comunidades adnatas sobre plantas emergentes, como juncos y totoras, es la menor complejidad arquitectónica de la planta sustrato. Ello disminuye la heterogeneidad de microhábitats donde se puede desarrollar el epifiton, simplificando en gran medida, los métodos de extracción y estimación de la biomasa epifítica.

Las complicaciones metodológicas sumadas a la idea, preponderante en las décadas pasadas, de que la comunidad planctónica tiene una mayor importancia que otras comunidades algales*, provocaron que se haya profundizado escasamente en el estudio de los epifitos. En nuestro país, específicamente para la Provincia de Buenos Aires, la mayor parte de los estudios en lagunas pampásicas se relacionaron con las algas planctónicas (Olivier 1952; Ringuelet *et al.*, 1955; Guarrera, 1962; Yacubson, 1965; Guarrera *et al.*, 1968, 1972; Boltovskoy *et al.*, 1990; Izaguirre & Vinocur., 1994 a y b; Echenique, 2001; Gabellone *et al.*, 2001; Miretzsky *et al.*, 2002; Solari *et al.*, 2002 y 2003; Maizels *et al.*, 2003, entre otros). Entre los escasos trabajos específicos sobre perifiton en ambientes lénticos pampeanos se encuentran el de Guarrera (1962) y los de Tell (1971, 1972, 1973), enfocados en la taxonomía de los integrantes de esta comunidad y los trabajos de corte ecológico de Claps (1999), Cano *et al.* (2004 a y b, 2005 y 2008) y Dos Santos *et*

*Tal como señala Tell (1971): "Es evidente que otras comunidades tal como el perifiton quedaron relegadas. Si bien estas comunidades no eran de importancia capital en el ecosistema, como lo es la planctónica, tampoco resultaban despreciables desde el punto de vista ecológico, pues como en el caso del perifiton se trata en su mayor parte de organismos autótrofos que también contribuyen a modificar el contenido de sustancias orgánicas y de CO₂ y O₂ del agua como asimismo sirven de alimento y refugio a ciertos organismos animales. Esto es lo que me indujo a estudiar las algas epifitas, probablemente la comunidad criptogámica que sigue en importancia al plancton..."

al. (2008). También, en la Provincia de Buenos Aires pero, en el ambiente estuarial del Río de la Plata, se pueden citar los trabajos de Claps (1984, 1987) y Gómez *et al.*, (2002 y 2003 b), y Bauer *et al.* 2007, sobre *Scirpus californicus* y en ambientes lóticos sobre diferentes sustratos (macrófitas, sustratos artificiales o madera) los de Claps (1991 a), Giorgi *et al.* (1998), Pizarro & Alemanni (2005), Rodríguez *et al.* (2006) y Esquiús *et al.* (2005; 2008).

En función de lo anteriormente expresado, el presente apartado tiene por objetivos: a) examinar las variables estructurales de los ensambles algales del epifiton y su dinámica en sectores representativos de la laguna Lacombe, analizando su variación espacial (vertical y horizontal) y temporal, tanto sobre *Schoenoplectus californicus* como sobre macrófitas sumergidas; b) relacionar ambas asociaciones con variables ambientales, determinando aquellas que tengan una mayor influencia sobre las taxocenosis estudiadas; c) interpretar la dinámica de las taxocenosis analizadas en función de las fases turbia y clara, establecidas en el apartado “Estados de Equilibrio Alternativos en la laguna Lacombe”.

Resultados

En la Tabla 1 se presentan los valores de las variables descriptoras del epifiton sobre junco, así como también los datos acerca de la biomasa de *Schoenoplectus californicus* (la cobertura de macrófitas sumergidas se muestran en la Tabla 2 a y b del apartado: “Estados de Equilibrio Alternativos en la laguna Lacombe”). En el caso de las variables registradas en el perfil se señalan los valores pertenecientes a las secciones 2, 7 y 13 así como también el valor promedio.

Dinámica y estructura del epifiton sobre *Schoenoplectus californicus*

- Variables descriptoras del epifiton. Tendencias promedio.

Se identificó un total de 145 taxa específicos (Tabla 2), que pertenecieron principalmente a las Divisiones Chlorophyta (36%), Heterokontophyta (32%) y Cyanophyta (28 %), hallándose unas pocas especies de la Div. Euglenophyta (3%) y una de la Div. Dinophyta (1%).

La **riqueza específica total** (considerando a todas las especies halladas en las muestras de un perfil) fue menor a 50 taxa en los primeros 4 meses de muestreo, en especial de agosto a octubre cuando se detectaron los mínimos (JP, agosto, 21 spp.; JC, septiembre, 32 spp.). En noviembre, se observó un aumento relacionado con una mayor variedad de los tres grupos dominantes (cianofitas, clorofitas y diatomeas). A partir de ese mes y por el resto del período, los valores se mantuvieron entre 50 y 70 especies, observándose los máximos en JC durante enero (70 spp.) y en febrero y marzo los de JP (69 spp.) (Fig. 1 a)

A diferencia de la riqueza específica total, que tuvo una tendencia al incremento durante la mayor parte del período de estudio, la **densidad promedio** en el perfil fue máxima durante octubre y noviembre (JC: 929.838 ind/cm² y JP: 847. 894 ind/cm²). Durante los períodos julio-septiembre y diciembre-junio, el rango de valores fue de 60.555 a 267.927 ind/cm². La densidad de febrero en JP (698.245 ind/cm²), fue la excepción, dada principalmente por la mayor abundancia de algas filamentosas (especies de *Spirogyra* y *Oedogonium*) (Fig. 1 b).

Relacionado con este valor, el máximo de **biovolumen promedio** también se registró en JP en febrero (11.430 um³ x10⁶/cm²) pero, además de las especies ya mencionadas, el taxón *Botryococcus braunii* también contribuyó en gran medida con este valor. Con respecto al resto del período, en forma similar a la riqueza específica total, se observó una tendencia al alza. Los menores valores correspondieron al lapso julio-septiembre (140,9-329,6 x10⁶ um³/cm²) en coincidencia con la fase turbia de la laguna. Luego de un aumento inicial, entre 5 y 6,5 veces en octubre, la tendencia al alza se mantuvo hasta febrero, ya que en marzo los valores disminuyeron.

Finalmente, se registró un nuevo aumento de abril a mayo de 2,9 veces y la disminución de los valores en junio (7 veces en JC y 2,2 veces en JP) (Fig. 1 c).

Si bien el mayor aumento de biovolumen promedio se observó en octubre, un incremento marcado en los **biovolumenes promedio por individuo** se registró a partir de diciembre, alcanzándose los máximos en marzo (JC: $26.934 \mu\text{m}^3/\text{ind.}$) y en mayo (JP: $30.252 \mu\text{m}^3/\text{ind.}$) (Fig. 1d). Ello indicó la ocurrencia de un cambio en cuanto al tamaño de organismos integrantes de la taxocenosis, desde más pequeños a más grandes a partir de diciembre y evidenció que el aumento de densidad y biovolumen promedios de octubre y noviembre estuvo dado por organismos de tallas menores.

Con respecto a la concentración de **clorofila a activa promedio** del perfil, también se registraron tanto valores más bajos durante la fase turbia ($0,2\text{-}1,3 \mu\text{g}/\text{cm}^2$) como un aumento en octubre. En este caso, los valores de octubre fueron hasta 57 veces más elevados que los de septiembre, siendo los máximos de todo el período ($9,3$ y $10 \mu\text{g}/\text{cm}^2$, en JP y JC respectivamente). De noviembre en adelante, las concentraciones del pigmento fluctuaron entre $5,7$ y $2,1 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ (Fig. 1e).

Dado que los valores de **feopigmentos promedio** medidos fueron bajos (máximos: $0,8$ y $2,4 \mu\text{g}/\text{cm}^2$; mínimos: bajo el nivel de detección y $0,01 \mu\text{g}/\text{cm}^2$, JP y JC, respectivamente, en ambos casos), el índice de pigmentos fue superior al 80% en la mayoría de las ocasiones (Fig. 1f). En general, las concentraciones de feopigmentos promedio del perfil fueron más elevadas en JC que en JP y estuvieron relacionadas con valores también más elevados de clorofila a activa (octubre: $0,24\text{-}1,56 \mu\text{g}/\text{cm}^2$; junio: $0,83\text{-}2,4 \mu\text{g}/\text{cm}^2$) (Tabla 1).

En resumen, las tendencias de las variables promedio, riqueza específica, biovolumen total, biovolumen promedio por individuos, clorofila a activa y feopigmentos fueron similares. Los mayores valores se registraron durante la fase clara y los menores en la turbia, estableciéndose el período de cambio entre estos rangos en octubre y noviembre para la mayoría de estas variables. La densidad y el índice de pigmentos tuvieron patrones diferentes, con valores similares a lo largo de todo el período y, en el caso de la densidad, con un pico máximo de individuos también en octubre y noviembre.

- Variables descriptoras del epifiton. Tendencias en el perfil

En los perfiles, la **riqueza específica** fue disminuyendo hacia los niveles más profundos (Fig. 2). Los valores de cada fecha y nivel fueron similares entre los sitios JP y JC.

Temporalmente, se observaron en cada sección las mismas tendencias que para la riqueza específica total.

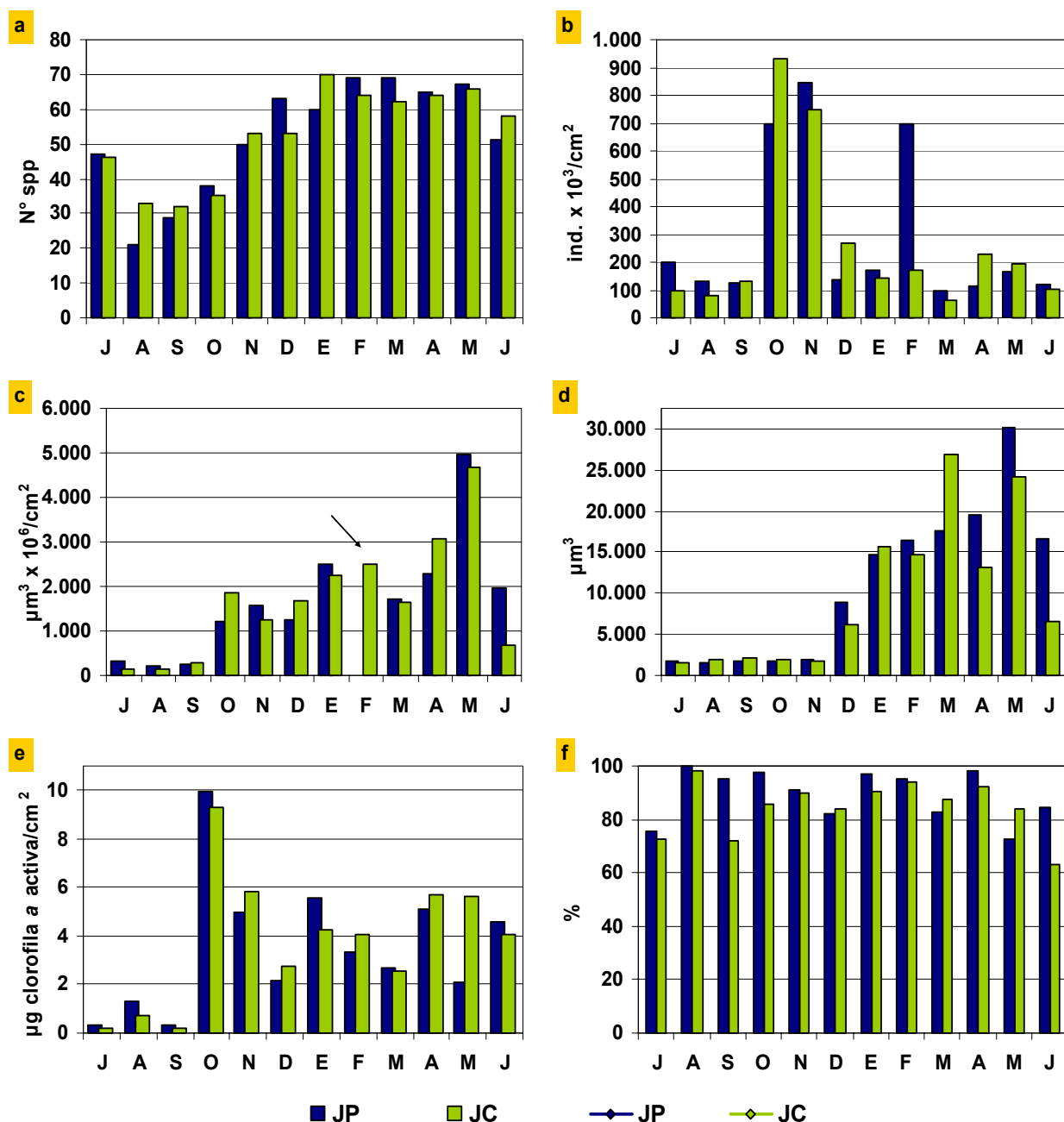


Fig. 1. Variables descriptoras del epifiton sobre junco. a) Riqueza específica total (número de especies); b) Densidad promedio (ind./cm²); c) Biovolumen promedio (μm³ × 10⁶/cm²); d) Biovolumen promedio por individuo (μm³); e) Concentración de clorofila a activa promedio (μg/cm²); f) Índice de pigmentos (%). Valores promedio en el perfil en el caso de los gráficos b), c), d), e) y f). Nota: en el gráfico c) el valor extremo de febrero en JP (11.430 μm³ × 10⁶/cm²) ha sido omitido para mejorar la visualización de las variaciones del biovolumen (flecha). Eje de abscisas, todos los gráficos: letras iniciales de los meses de muestreo.

Con algunas excepciones, tanto en JP como en JC, los máximos valores de la **densidad total** por sección de cada fecha se registraron entre los niveles S1 y S7 y los mínimos en S13 y S16 (Fig. 3). Los máximos de todo el período (1.660.622 y 2.984.906 ind./cm²) correspondieron a las muestras de noviembre-S2 y octubre-S1, en JP y JC respectivamente; en tanto que los mínimos (2.265 y 2.831 ind./cm²) se registraron en las de marzo-S16 de JP y agosto-S1 de JC. (Figs. 3, valores señalados con flechas).

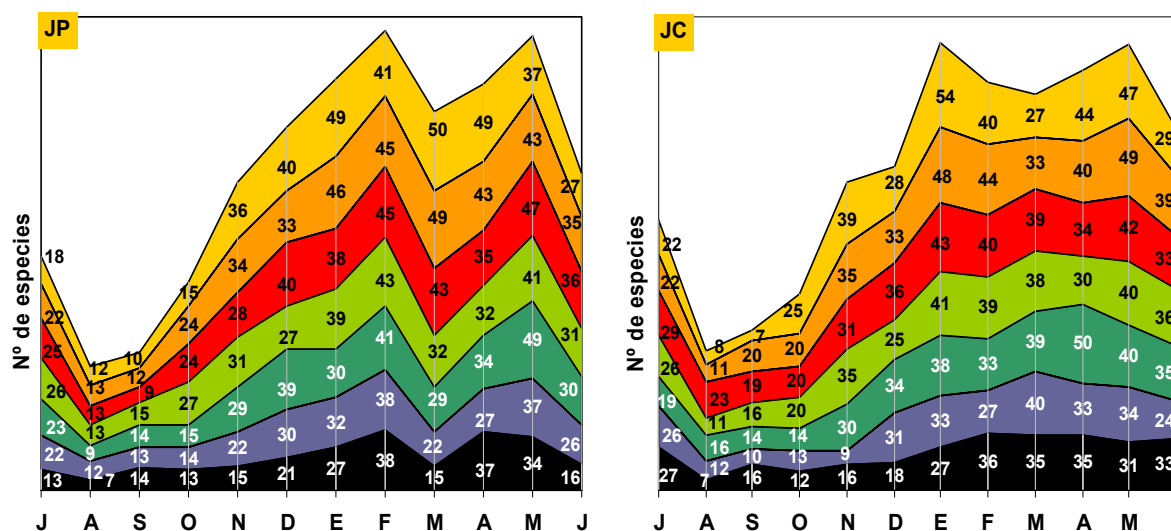


Fig. 2. Riqueza específica por sección en JP y JC (número de especies). Cantidad de especies hallada en cada sección y fecha de muestreo. Colores indican la sección: amarillo-S1; naranja-S2; rojo-S4; verde claro-S7; verde oscuro-S10; violeta-S13; negro-S16. Eje de abscisas, ambos gráficos: letras iniciales de meses de muestreo.

Se consideró como taxa más abundantes aquellos que representaron 10% o más de la densidad total en por lo menos alguna sección del perfil, en una o más fechas (Tabla 3). En la mayoría de las ocasiones, la abundancia conjunta de los taxa seleccionados representó más del 80% de la densidad total. Entre las secciones S7 y S10 se observaron, en varias fechas, diferencias marcadas de los porcentajes de la densidad total que representaron estas especies más abundantes y por lo tanto se analizó esta variable considerando una franja de secciones superior (desde la sección S1 a la S7) y otra inferior (desde la sección S10 a la S16) (Figs. 4).

En la franja S1-S7, las diatomeas dominaron marcadamente durante los cuatro primeros y también en los cuatro últimos meses. Desde julio a octubre dominó un complejo de dos especies, *Complejo Gomphonema parvulum-Gomphonema gracile*¹, acompañado por *Navicula veneta* y *Amphora veneta* con porcentajes más bajos. De noviembre en adelante, dominó *Nitzschia amphibia*, también secundada por *N. veneta* y *A. veneta*, junto con *Ulnaria acus* y *Cyclotella meneghiniana*. Desde enero, *Rhopalodia gibba* y *Mastogloia elliptica* var. *elliptica* contribuyeron también con mayores porcentajes a la densidad total hasta el final del estudio. Las cianofitas fueron más abundantes en la primavera y el verano, aunque en JP en los niveles S1 también tuvieron un elevado aporte en agosto. De julio a septiembre, *Aphanocapsa holsatica*, *Jaaginema metaphyticum* y *Heteroleibleinia pusilla* contribuyeron con bajos porcentajes. Desde octubre hasta febrero, la representatividad del grupo estuvo dada por varias especies que se sucedieron en el tiempo con respecto a la dominancia: *H. pusilla* (de octubre- noviembre);

¹_Debido al grado de confusión taxonómica existente con respecto a estas especies y dado que se hallan en revisión, se prefirió dejar la denominación de complejo de especies de Schoeman, Archibald, & Ashton (1984). Se utilizará la abreviatura **Complejo G.p.-G.g** para denominar a este taxón.

²_Debido a la posición taxonómica conflictiva de este taxón se utilizó una denominación basada en las observaciones de Kómarek & Anagnostidis (2005)

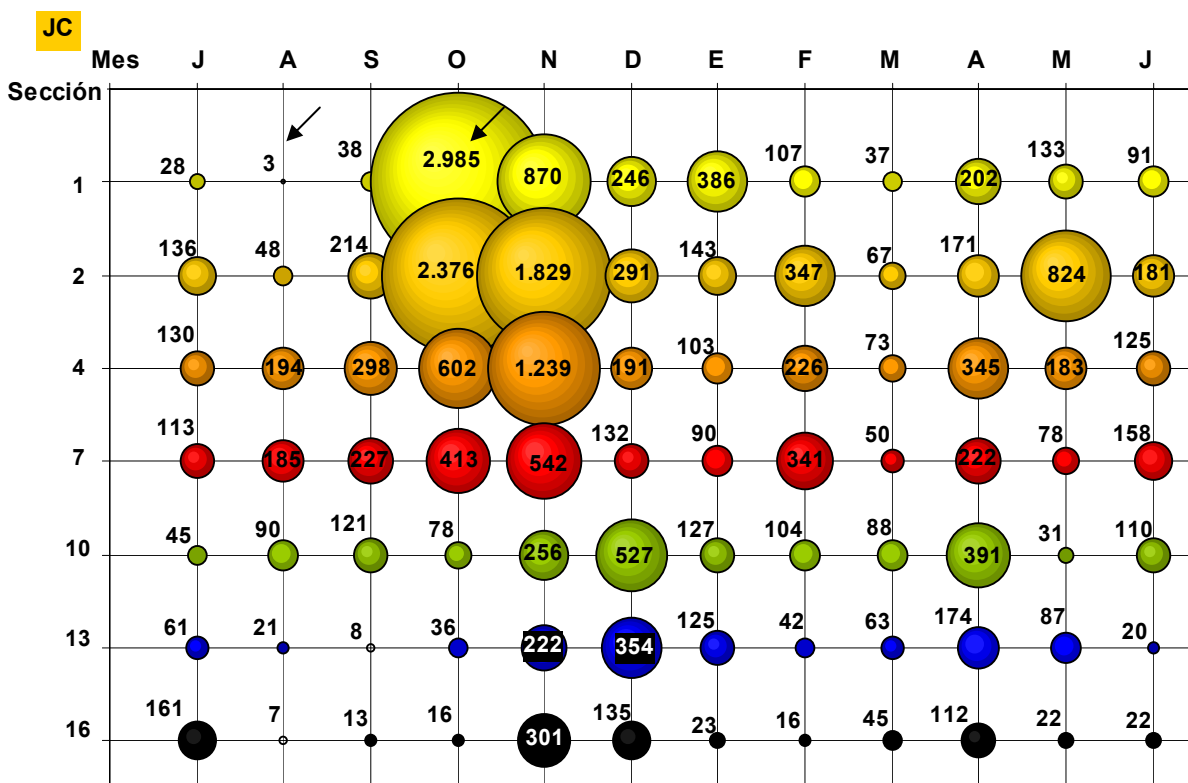
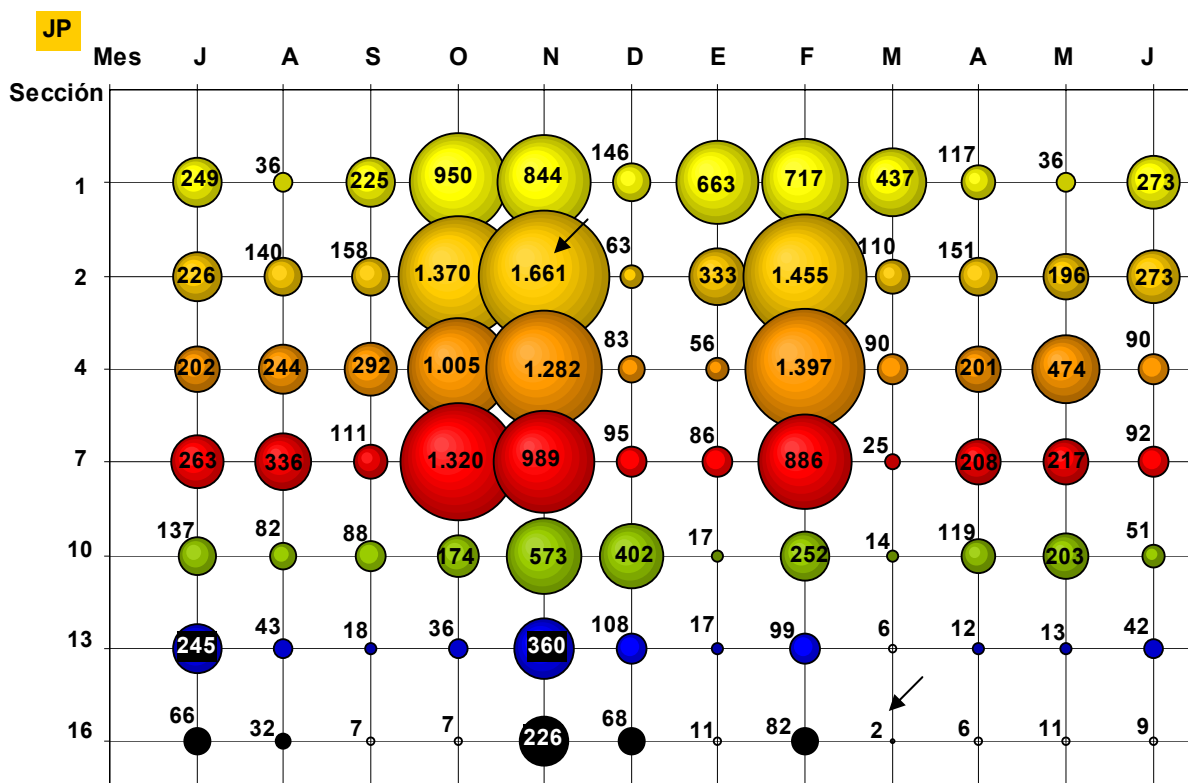
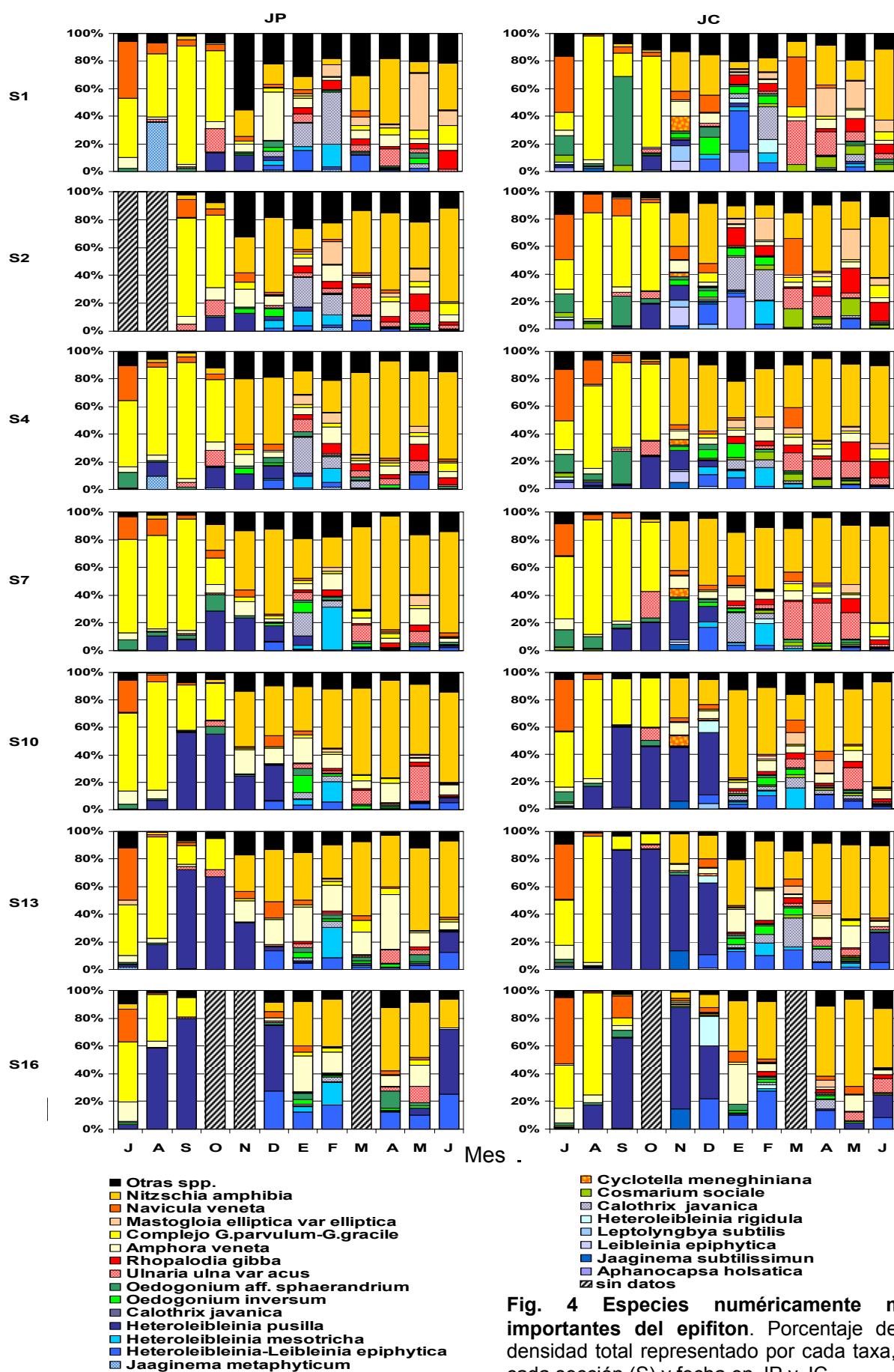


Fig. 3. Densidad algal total por sección en el perfil en JP y JC (ind.x 10³/cm²). El tamaño del área de cada burbuja corresponde al valor de densidad total para cada sección de junco en el período de estudio. Valores máximos y mínimos de todo el período en cada sitio señalados con flechas.



Heteroleibleinia –*Leibleinia epiphytica*² y *H. mesotricha* (de diciembre a enero la primera y hasta febrero la segunda) y *Calothrix javanica* (en enero y febrero, especialmente en S1 y S2). A partir de marzo, los tres últimos taxa continuaron contribuyendo con bajos porcentajes a la densidad total. Las clorofitas fueron escasas con relación a los otros grupos. Los bajos aportes en esta franja se debieron principalmente a *Oedogonium* aff. *sphaerandrum* en los primeros cuatro meses, a *O. inversum* de noviembre a enero, y a *Cosmarium sociale* de febrero a junio.

En la franja S10-S16, con excepción del lapso septiembre-diciembre, las diatomeas contribuyeron mayormente a la densidad total. Tendencias similares a las de la franja S1-S7 como por ejemplo el reemplazo del Complejo G.p.- G.g. por *Nitzschia amphibia*, también fueron observadas. Por otro lado, *Amphora veneta* obtuvo mayores porcentajes, en tanto que los de *Rhopalodia gibba* y *Navicula veneta* fueron menores. Las cianofitas contribuyeron con mayores porcentajes desde septiembre a diciembre en ambos juncales. A diferencia de la franja S1-S7, el aumento en la contribución del grupo comenzó en agosto, siendo mayor de septiembre a noviembre (según la sección) y extendiéndose hasta diciembre. *Heteroleibleinia pusilla* alcanzó porcentajes elevados (60-90%) desde agosto hasta diciembre. La “sucesión” de las tres especies, ya comentada en relación con la franja superior, se registró en forma desfasada: *H.-Leibleinia epiphytica* (de diciembre a febrero), *H. mesotricha* (en febrero) y *Calothrix javanica* (de febrero a abril). Las clorofitas fueron relativamente poco abundantes. *Oedogonium* aff. *sphaerandrum* y *O. inversum* contribuyeron con porcentajes menores al 5% desde enero hasta abril (en JC) o mayo (en JP).

Con el análisis de la densidad de epifitos queda fundamentalmente representada la dinámica de las especies de pequeña talla. Las variaciones de los taxa de mayor tamaño, en cambio, se ponen de manifiesto con el **biovolumen**. Estos organismos fueron fundamentales en los cambios estructurales operados en la comunidad a partir de noviembre.

Coincidiendo con la fase turbia, se midieron valores de biovolumen por sección por debajo de $992 \times 10^6 \mu\text{m}^3/\text{cm}^2$, registrándose los mayores entre las secciones S4 y S7 (Fig. 5). Durante la fase clara, los mayores biovolúmenes se observaron en las secciones de la franja S1-S7 (excepcionalmente en S10) en ambos sitios. En concordancia con las mayores densidades de organismos, esta variable también aumentó en octubre en ambos sitios pero, a diferencia de la densidad, el biovolumen se mantuvo en un mismo rango hasta enero en JP y hasta febrero en JC. Relacionado con el aumento de la densidad en JP, durante febrero se alcanzaron los máximos de biovolumen de todo el período, especialmente en S4 ($29.745 \times 10^6 \mu\text{m}^3/\text{cm}^2$). En marzo, la disminución de la densidad también se reflejó en una disminución de la variable, siendo más marcada en JP que en JC (los biovolúmenes en S4 y S2 en JP, por ejemplo, disminuyeron nueve y seis veces con respecto a los valores de febrero, respectivamente). Un nuevo aumento se registró de abril a mayo desde S1 a S7 en ambos sitios, disminuyendo en junio en forma más marcada en JC a lo largo de todo el perfil. (Figs. 5 y Tabla 1).

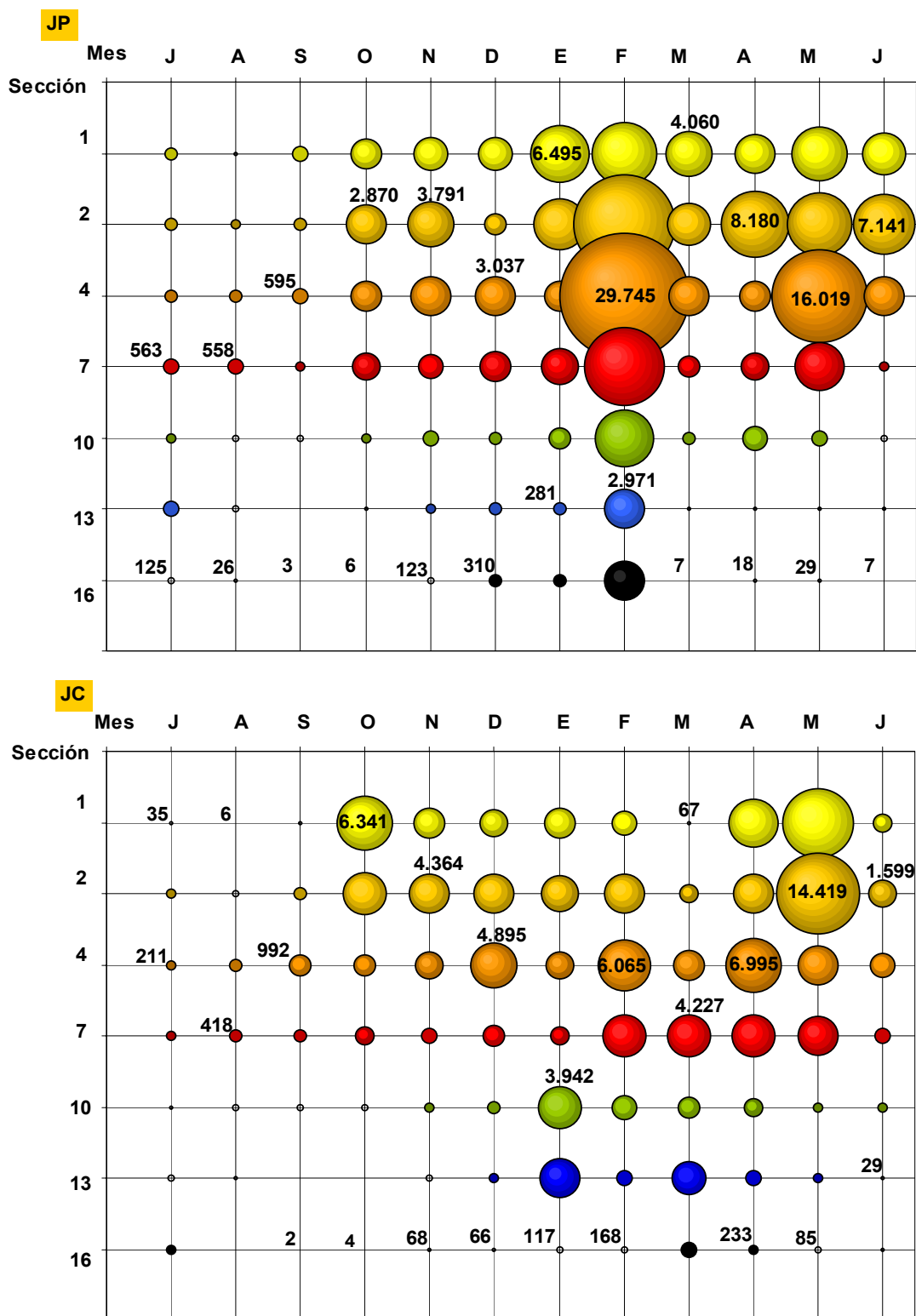


Fig. 5. Biovolumen algal total por sección en JP y JC. El tamaño del área de cada burbuja corresponde al valor de biovolumen total ($\times 10^6 \mu\text{m}^3/\text{cm}^2$) para cada sección a lo largo del período de estudio. Sólo se presentan los valores mínimos y máximos para cada perfil correspondiente a cada fecha y sitio.

Las especies que más contribuyeron a los biovolúmenes observados en cada sección se muestran en los gráficos de la Fig. 6. Estos incluyeron a los taxa cuyo aporte fue del 10% o más del biovolumen total en por lo menos alguna muestra del perfil en una o más fechas (Tabla 4). El

biovolumen conjunto de todas estas especies en cada muestra, correspondiente a cada sección y fecha representó en general el 80% o más del biovolumen total. En marzo en JC, dichos porcentajes estuvieron entre 52 y 62% en algunas muestras del perfil, debido a los aportes pequeños de otras especies que no representaron más de un 10% cada una.

Diferencias entre las secciones S7 y S10, tales como las observadas con respecto a la densidad de los taxa más abundantes, también se registraron en el caso de las especies con mayores aportes al biovolumen total y, por esta razón, se las analiza en relación a las franjas superior e inferior anteriormente delimitadas.

En la franja S1-S7, las diatomeas contribuyeron con la mayor parte del biovolumen durante los primeros cuatro meses, siendo el *Complejo G. p.-G. g.* el mayor contribuyente (en varios casos superó el 80 %). Su dominancia estuvo complementada por los aportes de *Navicula veneta* y *Amphora veneta*, y en septiembre y octubre por aquellos de *Ulnaria acus*. A partir de noviembre, *Nitzschia amphibia*, *A. veneta* y *Cyclotella meneghiniana* fueron las diatomeas que más contribuyeron, sumándose en enero *Rhopalodia gibba*. En marzo, la representación del grupo quedó contenida en bajos porcentajes en la categoría “otras spp.” y en *N. amphibia*, registrándose desde abril en adelante aportes escasos de *Rh. gibba* y *Mastogloia elliptica*. La contribución de las clorofitas se incrementó, con algunas excepciones, a partir de noviembre, dominando la taxocenosis de diciembre a junio. En ese último mes, los aportes del grupo disminuyeron resultando en un aumento de la contribución de las diatomeas. Durante la fase turbia de la laguna, predominaron *Oedogonium* aff. *sphaerandrum* y *Mougeotia virescens*, en tanto que a partir de octubre, los aportes más elevados correspondieron a *O. inversum* (especialmente en noviembre), *Spirogyra puncticulata* y *Spirogyra* sp. 2 (10-40%). Desde diciembre en adelante, la dominancia en este tramo por parte de las especies de *Spirogyra* fue casi absoluto (50-90%), disminuyendo en junio especialmente en las secciones más profundas. El aporte de biovolumen de las cianofitas fue relativamente escaso durante todo el período. Los mayores porcentajes estuvieron dados por *Aphanocapsa holsatica* y *Chroococcus dispersus* en JC durante julio (3-34%); y en enero y febrero de ambos sitios en S1 y S2 (3-16%) por *Heteroleibleinia mesotricha*, *H.-Leibleinia epiphytica*, *Lyngbya cincinnata* y *Nostoc paludosum*.

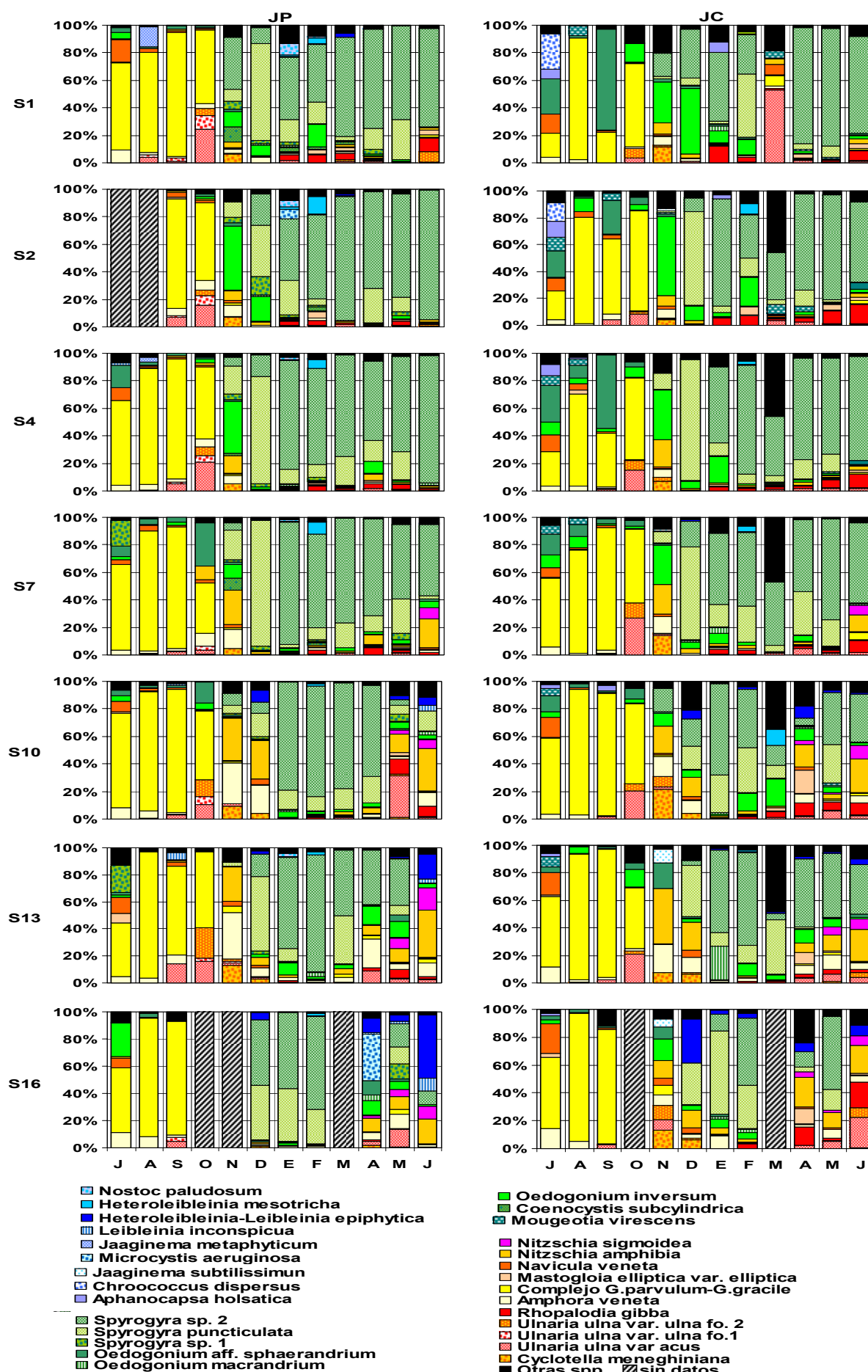
En la franja S10-S16, al igual que la franja superior, las diatomeas predominaron durante los primeros cuatro meses, siendo también el *Complejo G. p.-G. g.* (mayor al 50%) el mayor contribuyente, seguido de *Navicula veneta* y *Amphora veneta* (5-20%) y *Ulnaria* spp. en septiembre y octubre. En noviembre se observó el cambio en la composición hacia la predominancia de *Nitzschia amphibia* y en el caso de esta franja, también *A. veneta*, seguidas por *Cyclotella meneghiniana*. La disminución de los porcentajes representados por el grupo se produjo en diciembre, observándose a partir de abril su recuperación, con el aporte de varias diatomeas (*Rh. gibba*, *M. elliptica*, *N. amphibia*, *A. veneta*, *U. acus* y *Nitzschia sigmaidea*). Los mayores aportes de las clorofitas se registraron de diciembre a marzo en ambos sitios. Durante

los primeros cuatro meses *Oedogonium* aff. *sphaerandrum*, *Spirogyra* sp.1 y *Mougeotia virescens* fueron los mayores contribuyentes al biovolumen total. Dominantes en la franja superior en noviembre, *O. inversum* y *Spirogyra* spp. tuvieron aportes menores a mayor profundidad. Si bien en la franja superior la dominancia de especies de *Spirogyra* se extendió en forma regular hasta junio, en la franja inferior las contribuciones de estas especies fueron variables, especialmente a partir de mayo, cuando se registró el aumento de la contribución de las diatomeas. Los aportes de las cianofitas fueron relativamente bajos siendo los mayores (hasta 37%), los de diciembre, abril, mayo y junio en particular en las secciones S13 y S16 en ambos sitios. Las especies que más contribuyeron fueron *Heteroleibleinia*-*Leibleinia epiphytica* y *H. mesotricha*.

En concordancia con los menores valores de densidad y biovolumen registrados durante los tres primeros meses, la concentración de **clorofila a activa** también fue menor en todas las secciones durante ese período (Fig. 7). El aumento de concentraciones en octubre se observó especialmente desde la sección S1 a la S10 siendo máximas en S2 en ambos sitios: 18,4 y 23,6 $\mu\text{g Cl a /cm}^2$ en JP y JC, respectivamente. Luego, los valores disminuyeron desde noviembre a diciembre en todas las secciones, aumentando nuevamente en enero y conformando hasta febrero perfiles con escasas diferencias entre niveles. A diferencia de la densidad y el biovolumen, luego de las precipitaciones de marzo, la concentración de clorofila a activa fue menor sólo en algunos casos, observándose en esa fecha valores máximos similares a los de los meses anteriores. La recuperación de la taxocenosis se registró a través de un nuevo incremento del pigmento en las secciones S1 a S4, desde abril a junio. En JP, no obstante, esta tendencia estuvo interrumpida con un leve descenso de valores en mayo. Los valores mínimos comprendieron concentraciones muy bajas que resultaron indetectables con el método utilizado correspondientes en su mayoría a la sección S16 en varias fechas de muestreo.

El análisis de la riqueza específica, la densidad, el biovolumen y la concentración de clorofila a activa indicó dos ejes de variación principales: a) un gradiente decreciente con la profundidad, con diferencias más marcadas entre las secciones S7 y S10 en varias fechas de muestreo; b) variaciones temporales marcadas en las taxocenosis epifitas a partir del evento de precipitaciones de octubre y menos acentuadas con respecto a las perturbaciones ocurridas en marzo.

Página siguiente: Fig. 6. Especies algales con mayores aportes al biovolumen total. Porcentajes del biovolumen total representados por los diferentes taxa para cada sección (S) y fecha, en JP y JC. Eje de abscisas: letras iniciales de los meses de muestreo



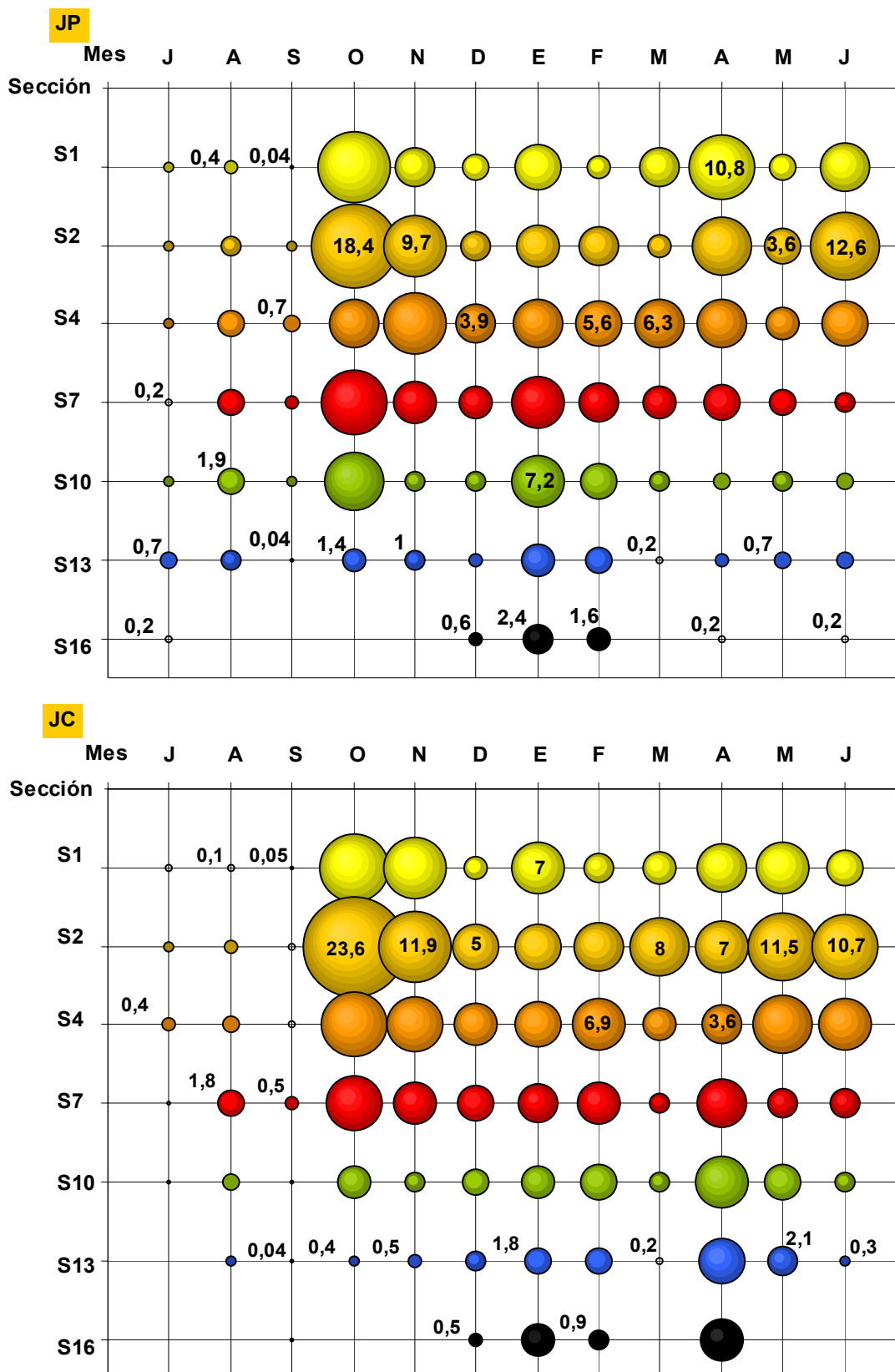


Fig. 7. Clorofila *a* activa del epifiton en JP y JC. El tamaño del área de cada burbuja corresponde al valor de concentración del pigmento ($\mu\text{g Cl } a / \text{cm}^2$) para cada sección (S) a lo largo del período de estudio. Sólo se presentan los valores mínimos y máximos de cada perfil.

Otras variables que también mostraron este esquema de variaciones fueron la **diversidad** dada por el índice de Shannon-Wiener, H' , y su índice de **equitabilidad** asociado, J' (Tabla 1). Con respecto a las variaciones temporales, la diversidad fue menor desde julio a septiembre en la mayoría de las secciones (mínimos: agosto 0,51 bits/ind en JC y septiembre 0,67 bits/ind en JP) (Tabla 1), aumentando marcadamente en octubre o noviembre. Los valores más elevados se alcanzaron en el período diciembre-marzo (máximos: enero 2,83 y 2,77 bits/ind en JP y JC, respectivamente) especialmente en la franja desde S1 a S4, obteniéndose en los perfiles valores progresivamente menores a mayor profundidad. Luego de las lluvias en marzo, el índice disminuyó con respecto a los guarismos obtenidos en el verano, registrándose finalmente, valores más elevados en mayo y junio. La equitabilidad varió en forma similar, aunque los máximos y los mínimos se observaron en fechas diferentes a los del índice de diversidad: *máximos*: 0,79, (JP, S1-noviembre) y 0,73 (JC, S1-febrero); *mínimos*: 0,26 (JP, S7-abril) y 0,18 (JC, S13-agosto).

Los cambios de biomasa y diversidad anteriormente descriptos estuvieron relacionados con profundos cambios dados en la **fisonomía** de las taxocenosis analizadas. Tomando en cuenta las observaciones realizadas en JP y JC en las secciones S2 y S13 como representativas de los niveles superficial y profundo del perfil, se caracterizaron estas fisonomías. (Figs.8 y 9).

-Sección S2

Durante los primeros tres meses la comunidad tuvo una arquitectura uniestrato dada por el *Complejo G. p.-G. g.* Junto a él se hallaron entremezclados *Amphora veneta*, colonias de *Cosmarium sociale* y cortos filamentos de *Heteroleibleinia pusilla*. Sobresaliendo hasta 0,5 mm, se observaron filamentos finos de *Oedogonium* aff. *sphaerandrum* (Fig.8 A).

En octubre la arquitectura cambió a una comunidad multiestrato. El estrato inferior, de 1 mm de alto, se hallaba formado por el *Complejo G. p.-G. g.* con pedúnculos largos y ramificados que formaban un entretejido denso. Entre esta trama también se ubicaron individuos de *Nitzschia amphibia*, *Amphora veneta*, *Cyclotella meneghiniana*, *Ulnaria acus*, *U. ulna* var. *ulna* fo. 1 y *U. ulna* var. *ulna* fo. 2, así como también las partes postradas de los talos de *Stigeoclonium* aff. *tenue* y filamentos de *Oedogonium* aff. *sphaerandrum*. En el estrato inmediatamente por encima, se desarrollaron filamentos de *Oedogonium inversum* reunidos en grupos o solitarios y matas pequeñas de *S. aff. tenue* que alcanzaron 2 mm de altura. Talos de *S. aff. tenue* de hasta 4 mm se dispusieron en manchones, conformando el estrato más alto (Fig. 8 B).

En noviembre se registró la desaparición de los talos más altos de *Stigeoclonium* aff. *tenue* y el crecimiento de filamentos dispersos de *Spirogyra* spp. con lo que la comunidad ganó altura (5-6 mm). En el estrato inferior, el *Complejo G. p.-G. g.* fue desplazado como especie dominante por *Nitzschia amphibia* (Fig. 8 C)

De diciembre a febrero, la comunidad alcanzó 25 mm, con un mayor desarrollo de las especies *Spirogyra puncticulata* y *Spirogyra* sp. 2. Un estrato inferior, formado por diatomeas (*Nitzschia amphibia*, *Rhopalodia musculus* y *Rh. gibba*, *Amphora veneta*, *Mastogloia elliptica*, entre otras) y cianofitas (*Nostoc punctiforme*, *Calothrix javanica*) se organizó hasta los 100-200 µm de altura. El estrato medio estuvo conformado por *Oedogonium inversum*. Sólo se registró el desarrollo de epifitismo secundario en las zonas reproductivas de los filamentos de *S. puncticulata*. Alrededor de las cigotas y células en conjugación se encontraron filamentos de cianofitas entrelazados (*Heteroleibleinia mesotricha*, *H.-Leibleinia epiphytica*) y las diatomeas anteriormente mencionadas junto con *Cosmarium sociale* (Fig. 8 D).

En marzo la comunidad tuvo una altura menor pero la composición específica se mantuvo. Los filamentos de las especies de *Spirogyra*, compuestos por células cortas, presentaron 7 mm de largo. Las estructuras reproductivas estuvieron ausentes por lo que no se registró epifitismo secundario. En el estrato inferior, las diatomeas y cianofitas, mencionadas en el párrafo anterior, se entremezclaron con una trama muy laxa formada por filamentos de *Lyngbya martensiana* y *L. cincinnata*. Se registró también un aumento de abundancia de *Ulnaria acus* (que tuvo una tendencia a establecerse en colonias en forma de abanico) y de *Cosmarium sociale* y una disminución de *Rhopalodia musculus* y *Rh. operculata*. En marzo y abril también se observaron algunos ejemplares pequeños (500 µm de alto) de *Stigeoclonium* aff. *tenue*, con partes postradas poco desarrolladas conformando un estrato intermedio junto con *Oedogonium inversum* (Fig. 8 E).

En mayo la fisonomía de la comunidad fue esencialmente la misma que aquella observada en marzo y abril. Su desarrollo alcanzó 10-15 mm de altura, debido a filamentos de las especies de *Spirogyra* más largos y de células más largas que aquellas observadas durante marzo y abril. Algunos cambios composicionales fueron registrados en el estrato inferior, aunque no cambiaron su fisonomía: aparición de *Epithemia adnata*, aumentos de *E. sorex*, *Cosmarium dybowski*, *C. formosulum* var. *nathorstii* (Fig. 8 F).

-Sección S13

Desde julio a septiembre la comunidad estuvo constituida por un estrato bajo (menor a 100 µm de alto) formado por filamentos de *Heteroleibleinia pusilla* y por el Complejo *G. p.-G. g.* acompañados por *Amphora veneta*, *Navicula veneta* y, a partir de septiembre, por especies de *Ulnaria*. Distribuidos en forma dispersa, filamentos de pocas células de *Oedogonium* aff. *sphaerandrum* se desarrollaron hasta 200 µm más allá del sustrato (Fig. 9 A).

En octubre también se registró la presencia aislada de filamentos de *Oedogonium inversum* teniendo un desarrollo de hasta 700 µm y de *Stigeoclonium* aff. *tenue* con talos reducidos postrados con escasos filamentos erectos de corta longitud (menos de 100 µm) (Fig. 9 B)

En noviembre la comunidad continuó teniendo una fisonomía similar a la de octubre conservando la mayor parte de su composición específica. Sin embargo, se produjo el reemplazo

del Complejo *G. p.-G. g.* por *Nitzschia amphibia* como especie dominante dentro de las diatomeas, y el aumento de *Cyclotella meneghiniana* (Fig. 9 C).

El cambio en la fisonomía ocurrió en diciembre, con la aparición en esta profundidad de especies de *Spirogyra*, cuyos filamentos alcanzaron 4 mm de altura sobre el sustrato. Un estrato de 200 µm de alto, que incluyó a *Oedogonium* aff. *sphaerandrum* (ejemplares muy pequeños) y *Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica*, y otro inferior conformado por *H. pusilla* (sólo en diciembre) y las diatomeas mencionadas anteriormente, se desarrollaron por debajo de los ejes de la zignematal. Talos pequeños y dispersos de *O. inversum* alcanzaron alturas intermedias entre el estrato medio y el más alto (Fig. 9 D).

En marzo los escasos filamentos de especies de *Spirogyra* también presentaron células más cortas, volviendo a un tamaño mayor en abril. Desde abril en adelante el estrato inferior presentó un escaso desarrollo en altura (100 µm). Estuvo integrado por una gran variedad de diatomeas, ya presentes en otras fechas, a las que se sumaron otras, como por ejemplo *Nitzschia sigmoidea* (Fig. 9 E).

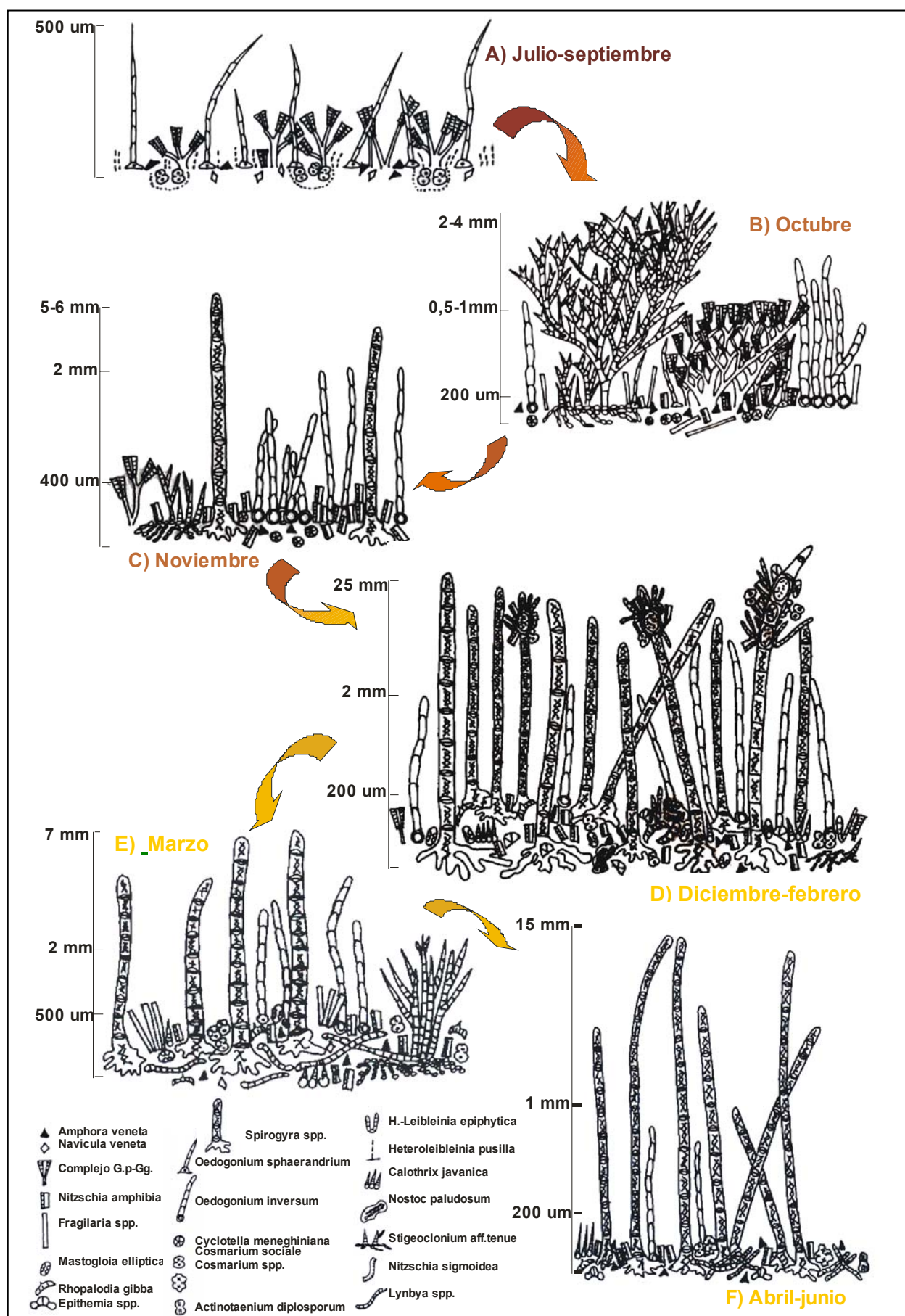


Fig.8. Fisonomía del epifiton en la franja superior S1-S7. Aspecto de las taxocenosis a lo largo del período de estudio y especies más representativas de cada fase.

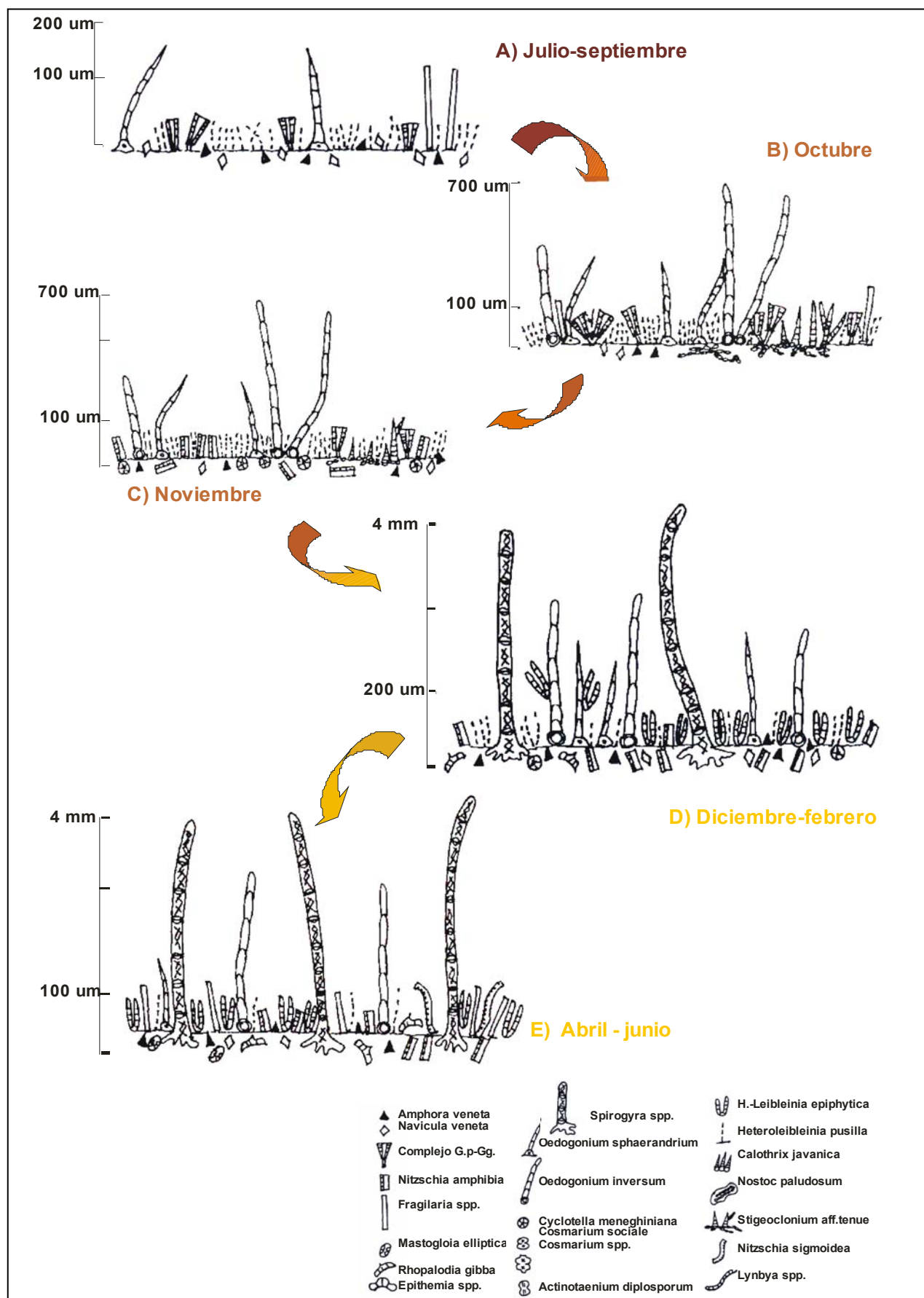


Fig 9. Fisonomía del epifiton en la franja inferior S10-S16. Aspecto de las taxocenosis a lo largo del período de estudio y especies más representativas de cada fase.

Epifiton sobre las macrófitas sumergidas

La concentración de clorofila *a* activa del epifiton sobre *Stuckenia striata* varió desde valores no detectables hasta 28,9 -32,8 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ (marzo; ALr y ALe, respectivamente). En cambio, el contenido clorofílico sobre *Myriophyllum quitense* fue generalmente menor en todas las fechas, alcanzando un máximo de 6,6 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ (enero; ALe) (Tabla 5 y Fig. 10).

En los sitios AL, cuando las plantas de *S. striata* alcanzaron la superficie en octubre, la concentración del pigmento ya era relativamente elevada (8-19,3 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$). Luego, desde noviembre hasta febrero, los valores se mantuvieron entre 0,7 y 4 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$, aumentando marcadamente hasta los máximos comentados registrados en marzo. Las escasas plantas que se hallaron en abril en ALe también soportaron una elevada biomasa de epifitos. Con la recuperación de los manchones entre mayo y junio, el epifiton volvió a crecer sumando contenidos clorofílicos entre 1,5 y 3,6 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$. En los sitios J se alcanzaron los máximos en enero (10,1-15,4 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$), obteniéndose valores de este pigmento algal recién en junio (Fig. 10).

El contenido clorofílico de epifiton sobre *M. quitense* alcanzó los valores más elevados en enero (2,1- 6,6 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$) y en junio (2,2-4,3 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$), variando entre concentraciones desde 0,3 hasta 1,1 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ en el resto del período (Fig. 10).

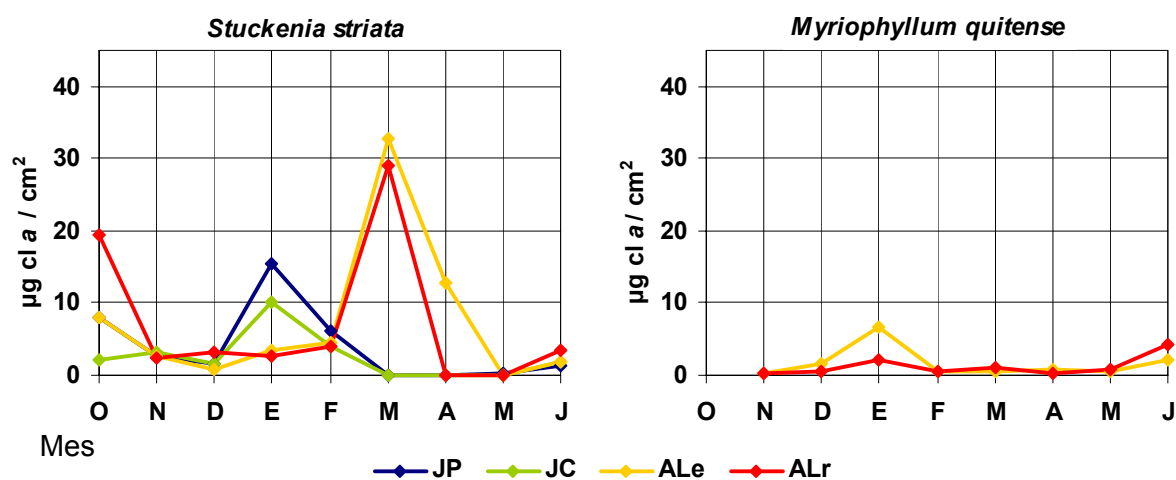


Fig. 10. Clorofila *a* activa del epifiton sobre macrófitas sumergidas ($\mu\text{g chl a} / \text{cm}^2$). Valores de concentración en todos los sitios y fechas.

Factores bióticos influyentes sobre el epifiton

- Dinámica de los sustratos vivos

La dinámica de las poblaciones de macrófitas sumergidas fue detallada en el apartado anterior "Estados de Equilibrio Alternativos en la laguna Lacombe". Bajo el presente título se presentan los resultados relacionados al junco, *Schoenoplectus californicus* (C.A. Mey.) Sójak. La distribución espacial estuvo caracterizada por valores de densidad de 2 a 6 veces más elevados

en JC que en JP durante casi todo el período (Fig. 11 a). Temporalmente, el crecimiento de los manchones se registró a través de un aumento de la densidad de ejes desde octubre a febrero (Fig. 11 a). Las mayores densidades se observaron en ambos sitios en ese último mes (JC: 81 ejes/m²; JP: 15 ejes/m²). Luego de las lluvias en marzo, los manchones de JC disminuyeron su densidad casi nueve veces, en tanto que en los de JP aumentó ligeramente, alcanzando así valores similares en ambos sitios.

El desarrollo primavera-verano también se observó en el aumento de la longitud promedio de los ejes, especialmente entre octubre y noviembre (Fig. 11 b).

La superficie colonizable por eje tuvo una tendencia al aumento durante casi todo el período de estudio, observándose el incremento más marcado de marzo a abril (Fig. 11 c; mínimo: julio, JC, 482 cm²/eje; máximo: abril, JC, 1.042 cm²/eje).

La superficie colonizable por área de laguna, depende de la densidad de ejes más que de la variación en la superficie por eje, por lo tanto, tuvo una dinámica similar a la primera variable. Siendo la densidad de ejes el componente con mayor contribución, las variaciones debidas al tamaño de los ejes adultos quedaron enmascaradas. En JC se obtuvo el valor máximo de 5,46 m²/m² laguna en febrero, en tanto que el valor mínimo se halló en JP en noviembre, 3,42 m²/m² laguna (Fig. 11 d).

En cuanto a su aspecto fenológico, las poblaciones de *S. californicus* presentaron menores densidades de ejes senescentes en octubre y noviembre, período que coincidió con su período reproductivo (Fig. 12). Durante el período de fructificación en diciembre y enero, evidenciándose en forma más acentuada en JC, la densidad de ejes senescentes aumentó alcanzándose el valor máximo: 29 ejes/m² (Fig. 12). En el campo pudo constatar, además, el desarrollo de una infección fúngica de los ejes desde diciembre hasta febrero inclusive. No obstante, en este último mes, se observaron las mayores densidades de ejes no senescentes. Finalmente, las precipitaciones extraordinarias de marzo afectaron a todos los ejes independientemente de su estado fisiológico, quedando una menor biomasa en pie. Desde abril en adelante, el aumento de densidad estuvo dado por pequeños ejes jóvenes, habiéndose mantenido los ejes no senescentes adultos de diámetro medio.

- Organismos heterótrofos que afectaron a las algas del epifiton

Si bien el diseño de muestreo y cuantificación estuvo orientado al análisis de componentes algales, fue posible obtener estimas de la abundancia de organismos heterótrofos que afectaron a las mismas, ya sea por pastoreo o por su utilización en la construcción de sus tecas y estuches. Todos ellos fueron observados tanto sobre juncos como sobre macrófitas sumergidas, pero sólo pudieron cuantificarse en el primer sustrato.

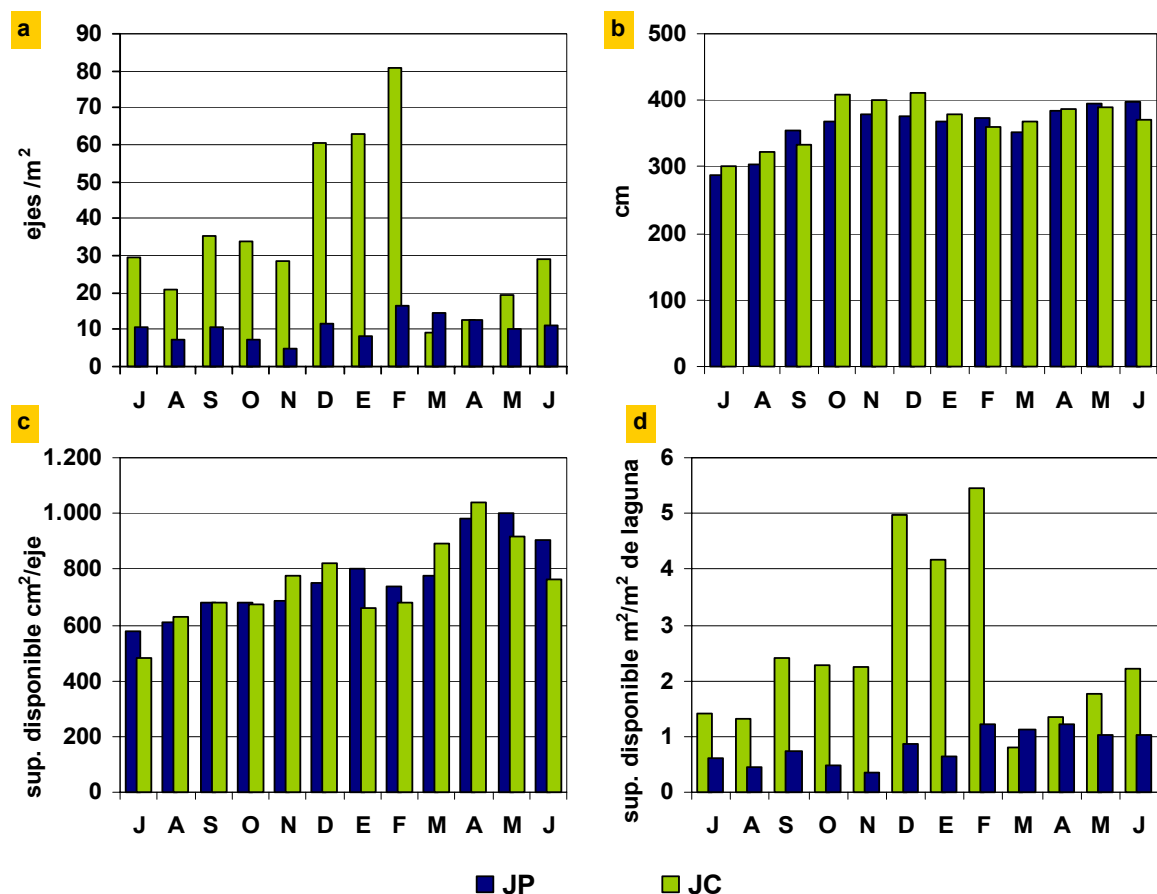


Fig. 11 Variables relacionadas con la biomasa del sustrato junco. a) Densidad de ejes (ejes/m²); b) Longitud promedio de los ejes (cm); c) superficie colonizable disponible por eje (cm²/eje); d) superficie colonizable de junco disponible por área de laguna (m² superficie de junco/m² laguna). Eje de abscisas, todos los gráficos: letras iniciales de los meses de muestreo.

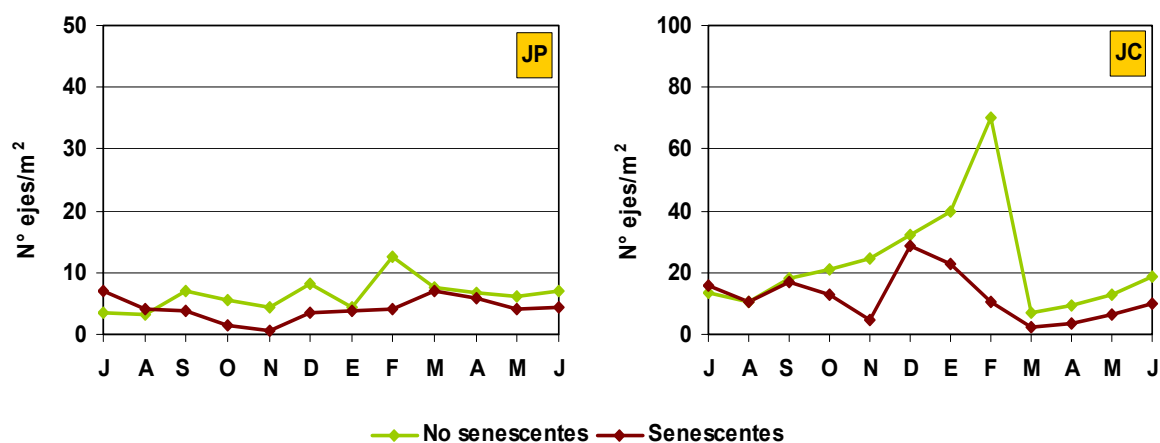


Fig. 12. Fenología del *S. californicus*. Densidad de ejes senescentes y no senescentes (ejes/m²).

Las testáceas fueron abundantes en octubre y noviembre, presentando mayores densidades promedio en JC (1.200-1.309 inds/cm²) que en JP (563-697 inds/cm²). En el resto del período mantuvieron densidades por debajo de los 200 inds/cm² (Fig. 13 a). Algunas testáceas poseían tecas construidas con granos de arena fina mezclados con frústulos de *Complejo G.p.-G.g.*, *Amphora veneta*, *Navicula veneta* y *Nitzschia amphibia*. Otros protozoos comenzaron a

observarse en octubre y su número aumentó alcanzando el máximo en noviembre en ambos sitios (JP: 2.172 inds/cm²; JC: 1.653 inds/cm²). En el resto del período se mantuvieron por debajo de los 188 inds/cm² (Fig. 13 a). Tanto en octubre como en noviembre se observaron organismos conteniendo en su interior hasta diez diatomeas, especialmente del *Complejo G.p.-G.g.*, *Mastoglia elliptica* y *Ulnaria* spp.

La presencia de larvas de quironómidos se detectó a partir de noviembre y se extendió hasta enero, siendo más abundantes en JP que en JC. El máximo número de estuches se registró en diciembre en ambos sitios (39 y 141 individuos / eje de junco, en JC y JP, respectivamente) (Fig. 13 b). En la construcción de sus estuches los quironómidos utilizaron preferentemente *Ulnaria* spp., *Complejo G.p.-G.g.* y *Cyclotella meneghiniana*, además de filamentos de *Oedogonium inversum*.

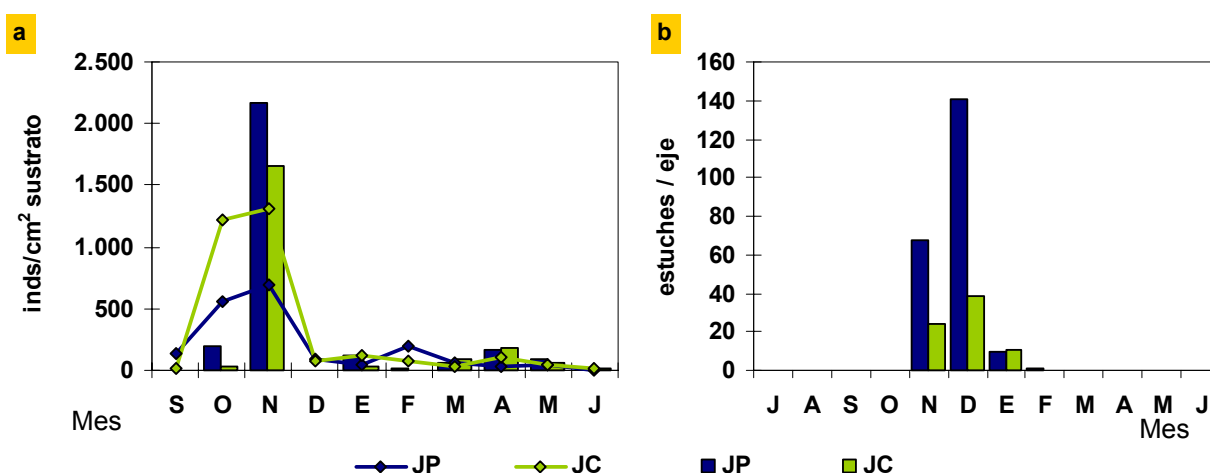


Fig. 13 Organismos heterótrofos. a) Abundancia de testáceas y otros protozoos. Densidad promedio en la franja S1 a S16. Columnas: otros protozoos; Líneas: tecamebas; **b) Abundancia de larvas de quironómidos.** Cantidad de "estuches" por eje de junco en la franja S1-S16.

Entre las macrófitas sumergidas también se registró la presencia de anfípodos del género *Hyalella* desde octubre en adelante.

Variación espacial y temporal del epifiton sobre junco

Los promedios del perfil de las variables riqueza específica, densidad total, biovolumen total, biovolumen por individuo y clorofila *a* activa se utilizaron para evaluar diferencias entre las taxocenosis epifitas de los sitios JP y JC. Las diferencias resultaron no significativas cuando se realizó un análisis ANOSIM (ANOSIM 1, R global:-0,059; 96,2 % de significación. Tabla 6).

La diferencia entre sitios también fue evaluada junto con la diferencia entre niveles de profundidad a través de un análisis ANOVA de dos vías con medidas repetidas (2 factores: sitio y sección; 12 medidas de las diferentes fechas para cada sección) para las variables riqueza

específica, densidad total, biovolumen total, índice de diversidad de Shannon Wiener y concentración de clorofila *a* activa. En este último caso, se excluyeron los datos de la sección S16 por la gran cantidad de valores por debajo del límite de detección. La prueba de Mauchly de esfericidad resultó significativa en todos los análisis, lo que indicó que las medidas de cada fecha de los diferentes niveles eran dependientes y por lo tanto se violaban los supuestos de esfericidad y simetría compuesta. Por esta razón, se realizó para cada variable análisis multivariados de la varianza (MANOVA, Tests de Wilks, Pillai's y Hotelling) tomando como factores a las diferentes secciones o niveles de profundidad (P) y a los sitios de muestreo como variable categórica. Los resultados se muestran en la Tabla 7. El efecto debido a P resultó fuertemente significativo en todos los tests multivariados ($p < 0,05$) pero no así el efecto dado por la interacción P x sitio. Es decir, los valores de las variables consideradas fueron similares entre los sitios JP y JC, en tanto que fueron significativas las diferencias halladas a distintas secciones o niveles de profundidad.

Dos análisis ANOSIM se realizaron utilizando los valores de las diferentes secciones del perfil de las mismas variables que en el análisis anterior, incluyendo además el índice de pigmentos y el índice de equitabilidad J'. Se excluyeron a las muestras de la sección 16 no sólo por los valores por debajo del límite de detección en la concentración de clorofila *a* activa, sino también por los correspondientes valores nulos del índice de pigmentos. En forma similar, las diferencias resultaron no significativas entre los sitios (ANOSIM 2: 0,003; 26,1 % de significación. Tabla 6). Sin embargo, en contraste con los test MANOVA, las diferencias entre las profundidades tampoco resultaron significativas (ANOSIM 3: 0,095; 0,1 % de significación. Tabla 6). No obstante, tomando en consideración los R de los test *pareados* mayores a 0,1 se evidenciaron algunas tendencias (gráfico comparativo en Tabla 6): a) las secciones S1, S2 y S4 de la franja superior se diferenciaron con respecto a las secciones S10 y S13; b) las secciones S10 y S13 fueron similares entre sí; c) la sección S7 fue similar tanto a las muestras de la franja superior como a la S10, siendo el nexo en cuanto a similitud de estas variables entre ambas franjas.

Las variaciones espaciales también fueron evaluadas en función de la composición específica. Dados los resultados hallados con respecto a las variables descriptoras en los distintos niveles del perfil, en el caso de la composición específica se consideraron sólo las secciones S2 y S13 como representativas de las porciones superficial y profunda del perfil. Cuatro análisis ANOSIM, dos para cada sección, utilizando a las especies que comprendieron el 10% o más de la densidad total o que contribuyeron con el 5% o más del biovolumen total, resultaron no significativos cuando se evaluaron diferencias entre sitios (ANOSIM 4-7, Tabla 6). Otros dos análisis ANOSIM, (ANOSIM 8 y 9, Tabla 6) realizados para contrastar las diferencias entre las dos secciones S2 y S13 utilizando los mismos valores de densidad y biovolumen de las especies, resultaron significativos, aunque los R globales fueron bajos lo que indicó que las diferencias entre ambos niveles fueron levemente marcadas.

En resumen, las diferencias entre sitios J en cuanto a las variables descriptoras del epifiton y la composición específica fueron no significativas. En cambio, la evidencia en cuanto a diferencias en el perfil fue contradictoria, pudiéndose tratar de un gradiente, más que una diferencia acentuada entre los niveles del perfil.

Las variaciones temporales de la mayor parte de las variables analizadas se observan claramente en su representación gráfica, especialmente los cambios generados a partir de las perturbaciones de octubre. Ello fue concordante con las fases contrastantes en la laguna establecidas a través de las variables físico-químicas del agua y la biomasa de macrófitas sumergidas y del fitoplancton. Para evaluar estadísticamente las diferencias entre los datos correspondientes a las fases turbia y clara, se realizó un análisis ANOSIM con los valores promedio de los perfiles de las variables riqueza específica, densidad total, biovolumen total, biovolumen por individuo y concentración de clorofila *a* activa. Las diferencias resultaron significativas (ANOSIM 10: R global: 0,681; 0,1% de significación, Tabla 6) observándose en el MDS 1 la separación de ambos grupos de muestras (Fig. 14). En forma similar que en el MDS realizado con las variables físico-químicas del agua y la biomasa del fitoplancton (Fig. 16, “apartado Estados de Equilibrio Alternativos en la laguna Lacombe”), las muestras de octubre y noviembre se ubicaron a cierta distancia de ambos agrupamientos (flechas).

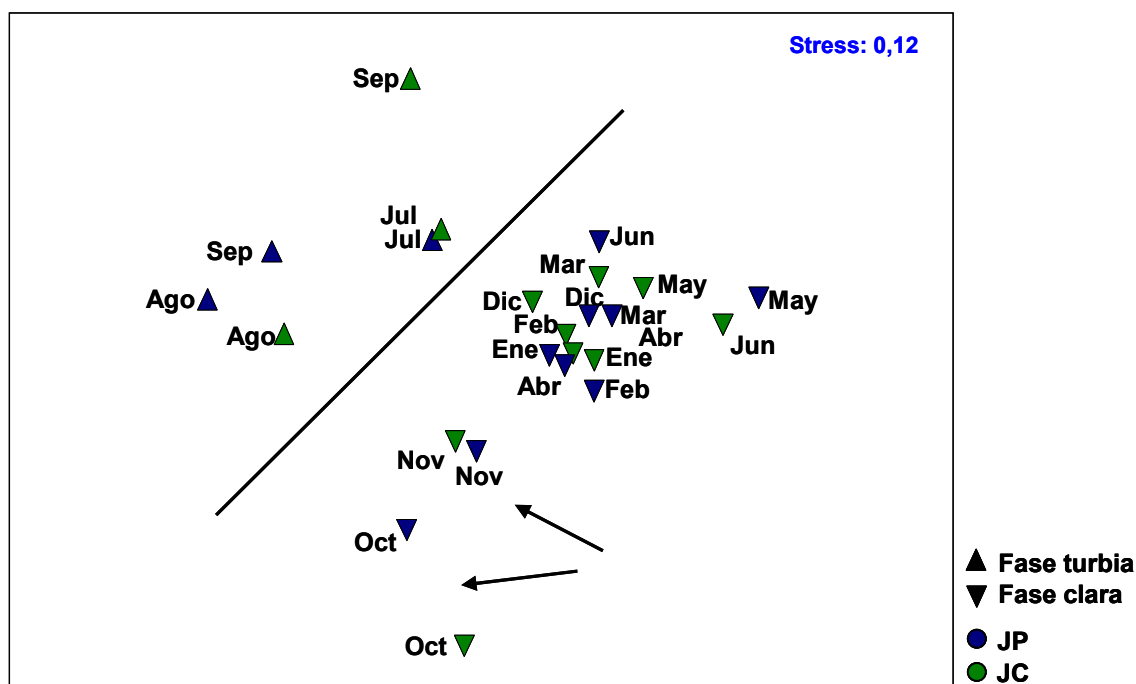


Fig. 14. Análisis MDS 1. Ordenación de muestras según las variables promedio descriptoras del epifiton. Stress= medida de la bondad de ajuste de la ordenación representada en el gráfico al orden de rangos dados por las disimilitudes entre muestras. Flechas: muestras de octubre y noviembre.

Esta disposición y la observación de que las muestras de octubre y noviembre poseían valores *outlier* y/o extremos para dos de las variables (densidad total y clorofila *a* activa) llevaron a realizar un nuevo análisis ANOSIM sin incluirlas. Nuevamente, los resultados fueron fuertemente significativos, quedando separadas las muestras de los períodos julio-septiembre y

Stress: 0,07

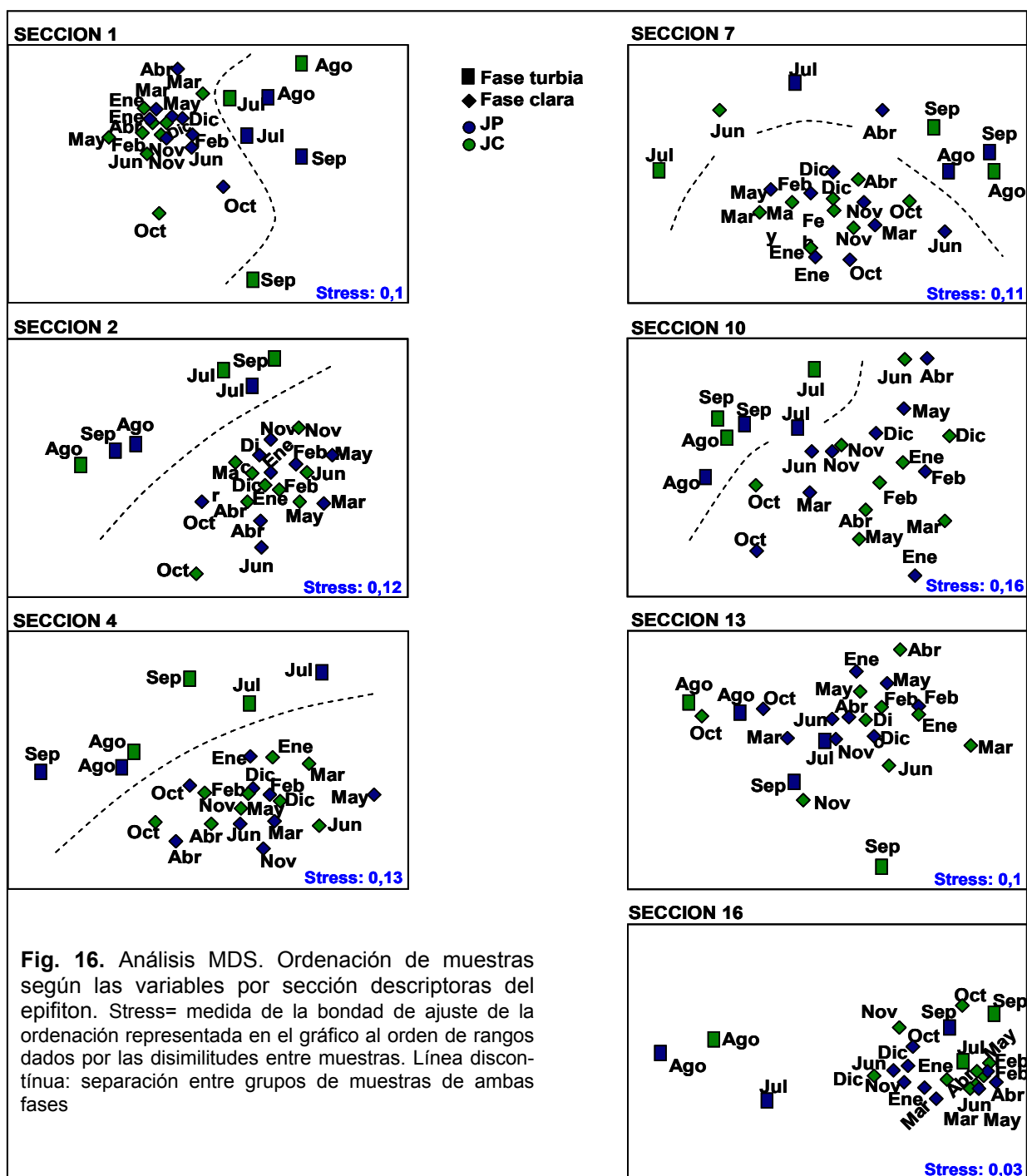
▲ Fase turbia
▼ Fase clara
● JP
● JC

Dadas las diferencias halladas con respecto a las variables físico-químicas del agua y la biomasa de macrófitas sumergidas y del fitoplancton entre los períodos 1, 2 y 3, también se examinaron estas diferencias utilizando los promedios de las variables descriptoras del epifiton. En el caso del período 3 se consideraron tres variantes: marzo-junio, marzo-mayo y abril-junio. En estos análisis se excluyeron las muestras de octubre y noviembre y las de junio o marzo según el lapso considerado para el período 3 en los últimos dos ANOSIM. Todos los análisis mostraron diferencias globales significativas (ANOSIMs 12, 13 y 14. Tabla 6) principalmente dadas por la separación entre los períodos 1 y 2 correspondientes a las fases turbia y clara. Sin embargo, los R fueron bajos en los test pareados entre el período 2 y 3 en todos los análisis sin excepción. En el ANOSIM 14 (muestras de junio incluidas, marzo excluidas) el coeficiente R resultó mayor que en los ANOSIMs 12 y 13 (que incluyeron a las muestras de ambas fechas o sólo las de marzo). Ello indicó que las muestras de marzo, si bien correspondieron a un momento de perturbación, fueron más similares a las del período 2 que aquellas de junio.

103

marcado y estadísticamente significativo entre los períodos 2 y 3, quedando todas las muestras incluidas en un mismo grupo.

En función de las diferencias en profundidad observadas gráficamente y que resultaron significativas en los test MANOVA, para detectar patrones de variación temporal se analizaron los datos de las variables descriptoras del epifiton para cada nivel de profundidad por separado, resultando siete MDS (Fig. 16). El de la sección S16 se realizó excluyendo a las variables clorofila *a* activa y el índice de pigmentos, por razones ya mencionadas. Para cada sección además se volvieron a evaluar las diferencias entre las dos fases utilizando todas las muestras (ANOSIMS 15-21. Tabla 6) y excluyendo a las muestras de octubre y noviembre (ANOSIMS 22-28. Tabla 6).



En los MDS de las secciones 1, 2 y 4 las muestras pertenecientes a ambas fases se segregaron en grupos delimitados. En particular, en el conjunto de la fase turbia, las muestras tendieron a ubicarse más separadas. En la fase clara no se halló un patrón de muestras que se alejaran del grupo, ordenándose incluso en forma mezclada aquellas consideradas de los períodos 2 y 3. En los MDS de la sección 7 algunas muestras de la fase clara se ubicaron en forma cercana a las de la turbia en tanto que en el MDS de la sección 10 los dos grupos se colocaron más cercanamente. En los MDS de las secciones S13 y S16 no pudieron separarse las muestras de cada fase con una línea.

La similitud cada vez mayor entre las muestras de las dos fases se pudo observar al graficar los R globales resultantes de los análisis ANOSIM (15-20. Tabla 6) realizados para detectar diferencias entre ambos grupos. Todos estos coeficientes fueron significativos, observándose sin embargo que los R más elevados se dieron entre las secciones de la franja superior y los menores en las secciones S10 y S13, dándose una diferencia marcada entre las secciones 7 y 10 (Fig. 17, línea violeta).

Cuando se compararon los R globales de los análisis ANOSIM 22-27 que no incluyeron los meses de octubre y noviembre, se observaron coeficientes significativos y en casi todos los casos más elevados que aquellos obtenidos en los análisis ANOSIM 15-20, especialmente con respecto a los de las secciones más profundas (Fig.17, línea naranja). Ello sugiere que gran parte de las diferencias dadas en la segregación o no de las muestras en secciones desde S10 en adelante, estuvo relacionada con la inclusión de los meses de transición octubre y noviembre. Los R globales menores resultaron de la mayor similitud de las muestras de estos meses con las de la fase turbia, lo que da cuenta del retraso en la ocurrencia de valores característicos de la fase clara en secciones más profundas. Los análisis ANOSIM de la sección S16 no incluyeron las mismas variables que en el caso de las otras secciones y por ello se los excluyó de esta comparación. Sin embargo, cabe señalar que los resultados de estos análisis fueron igualmente significativos, observándose la misma relación entre el test que incluyó a todas las muestras (ANOSIM 21, Tabla 6) y el que excluyó a los meses de transición octubre-noviembre (ANOSIM 28, Tabla 6)

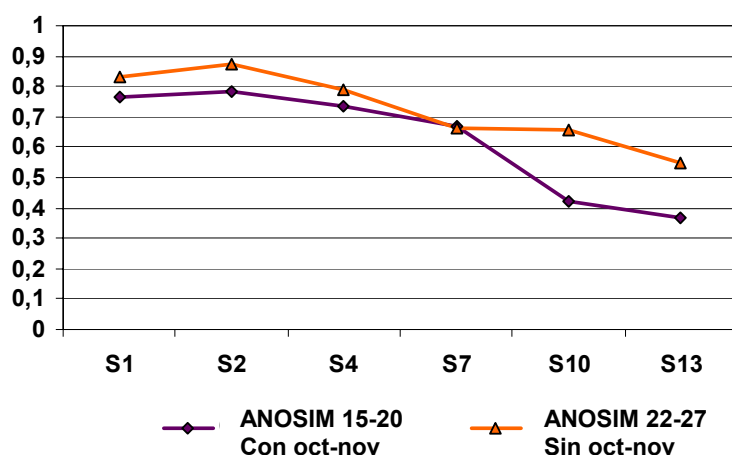


Fig. 17. R globales de análisis ANOSIM 15 a 20 y ANOSIM 22 a 27. Línea violeta: análisis que incluyeron las muestras de octubre y noviembre; Línea naranja: análisis que no incluyeron esos meses.

Como se ha mencionado, las muestras de la fase clara se distribuyeron en forma mezclada en todos los MDS, no segregándose en agrupamientos de los períodos 2 y 3. Estadísticamente, esto también fue señalado por los resultados de los análisis ANOSIM (ANOSIM 29-35, Tabla 6) con los que se evaluaron las diferencias entre los períodos utilizando los datos de cada sección. En todos los casos se excluyeron las muestras de octubre, noviembre y junio. Los R globales fueron significativos, aunque bajos, dadas las diferencias no significativas entre las muestras de los períodos 2 y 3. Estos resultados concuerdan con el análisis realizado con los datos promedio del perfil (ANOSIM 13).

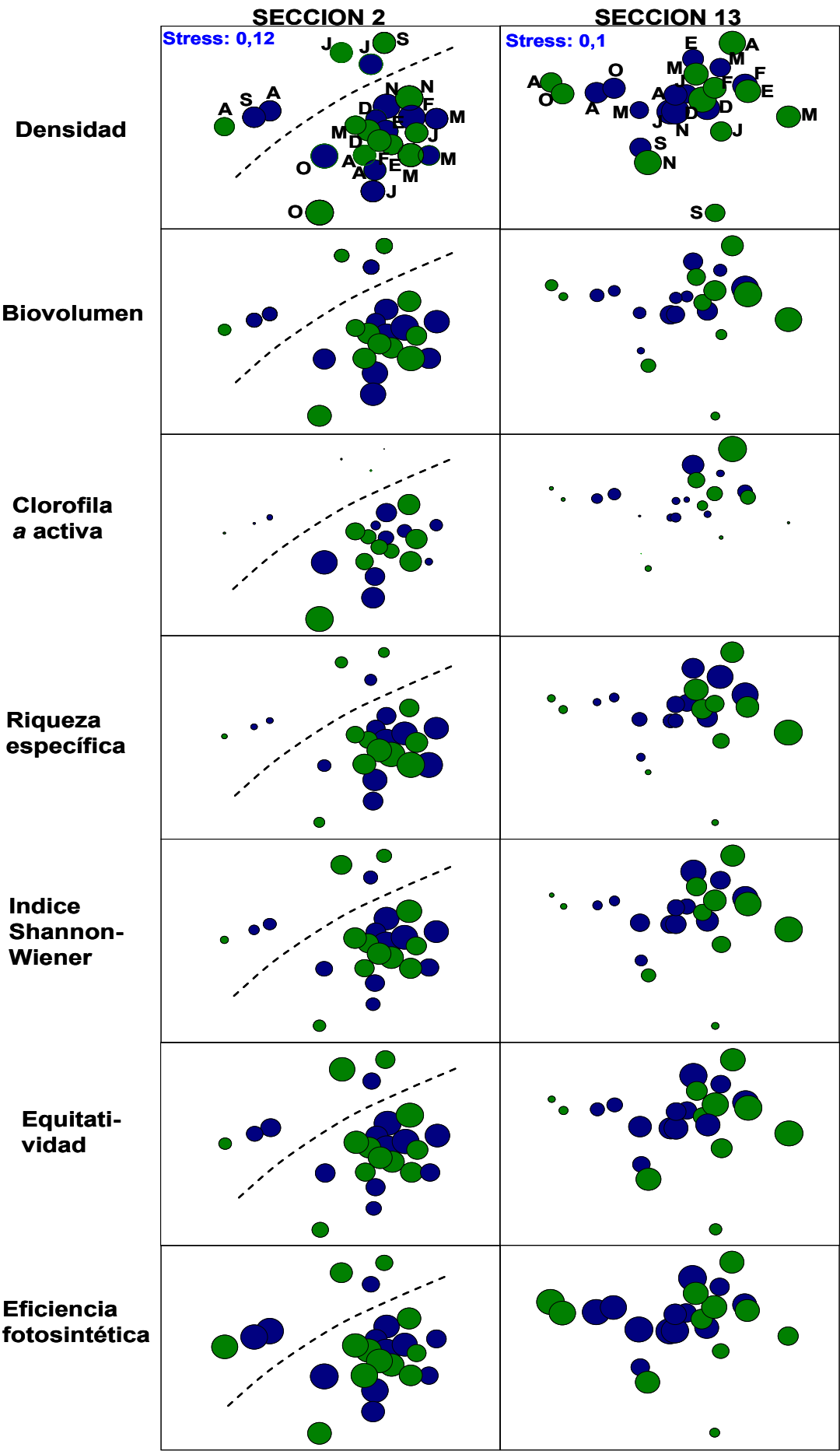
Las variables que presentaron un patrón de variación temporal en dos fases pueden observarse en los MDS de las secciones 2 y 13 en versiones de gráficos de burbujas (Fig. 18). De ellas, la densidad de organismos y el índice de pigmentos fueron las que menos coincidieron con dicho patrón.

Las diferencias entre la fase turbia y la clara también fueron evaluadas con respecto a la composición específica a través de análisis ANOSIM, utilizando los datos de densidad y biovolumen de especies (taxa más abundantes; taxa con mayores aportes al biovolumen total) en las secciones S2 y S13. En los cuatro análisis se excluyeron los meses de octubre y noviembre. Los R globales resultaron significativos (ANOSIMs 36-39, Tabla 6), verificándose también en este caso las diferencias de composición entre ensambles de las distintas fases de la laguna.

Los análisis SIMPER permitieron establecer qué especies que contribuyeron más a la separación entre los grupos de cada fase y cuáles de ellas fueron características de cada uno. Nuevamente, se usaron los datos de la densidad y el biovolumen por separado y se excluyeron los meses de octubre y noviembre (Tabla 8). El 50 % de la contribución a la disimilitud promedio entre ensambles de las diferentes fases estuvo representado por 7 (S2) y 5 (S13) taxa en los análisis realizados con la densidad y por 7 (S2) y 8 (S13) especies en aquellos que involucraron al biovolumen. En el Cuadro 1 se resumen los resultados de los análisis realizados tomando en cuenta a las especies que contribuyeron en mayor medida a la disimilitud total entre grupos o a la similitud dentro de un mismo grupo.

Para examinar la relación de las variables descriptoras del epifiton con factores ambientales y de sustrato, se realizaron análisis de regresión simple. De las variables promedio del perfil se seleccionó al biovolumen, la clorofila *a* activa, la riqueza específica y la densidad. Las variables ambientales estuvieron representadas por los scores en los ejes 1 y 2 de un Análisis de Componentes Principales (Tabla 9) que incluyó a los factores: temperatura, conductividad,

Página siguiente: Fig. 18. Análisis MDS. Ordenación de muestras de las secciones 2 y 13 según las variables por sección descriptoras del epifiton en versión gráficos de burbujas. Tamaño de burbuja: valor de la variable en consideración. Colores verde (JC) y azul (JP). Stress= medida de la bondad de ajuste de la ordenación representada en el gráfico al orden de rangos dados por las disimilitudes entre muestras. Línea discontinua: separación entre grupos de muestras de ambas fases



Sección S2	Densidad	Biovolumen
Taxa discriminantes de fases	<i>Heteroleibleinia- Leibleinia epiphytica</i> <i>Nitzschia amphibia</i> , <i>Rhopalodia gibba</i> <i>Oedogonium inversum</i> , <i>Calothrix javanica</i> , <i>Complejo G.p.-G.g.</i> , <i>Navicula veneta</i> , <i>Mastoglia elliptica</i>	<i>Spirogyra</i> sp. 2 , <i>Spirogyra puncticulata</i> , <i>Rhopalodia gibba</i> , <i>Oedogonium inversum</i> , <i>Mastoglia elliptica</i> , <i>Spirogyra</i> sp. 1, <i>Nitzschia amphibia</i> , <i>Complejo G.p.-G.g.</i> , <i>Mougeotia virescens</i> , <i>Heteroleibleinia pusilla</i> , <i>Coenocystis subcylindrica</i> , <i>Ulnaria acus</i> , <i>Lyngbya martensiana</i> , <i>Ulnaria ulnavar. ulna</i> fo. 2
Taxa representativos de la fase turbia	<i>Complejo G.p.-G.g.</i> , <i>Navicula veneta</i> , <i>Amphora veneta</i> , <i>Cosmarium sociale</i>	<i>Complejo G.p.-G.g.</i> , <i>Navicula veneta</i> , <i>Amphora veneta</i> , <i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>
Taxa representativos de la fase clara	<i>Nitzschia amphibia</i> , <i>Amphora veneta</i> , <i>Cosmarium sociale</i> , <i>Ulnaria acus</i> , <i>Complejo G.p.-G.g.</i> , <i>Rhopalodia gibba</i> , <i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i> , <i>Navicula veneta</i> , <i>Mastoglia elliptica</i>	<i>Spirogyra</i> sp. 2 , <i>Spirogyra puncticulata</i> , <i>Rhopalodia gibba</i> , <i>Oedogonium inversum</i> , <i>Ulnaria acus</i> , <i>Amphora veneta</i> , <i>Mougeotia virescens</i> , <i>Complejo G.p.-G.g.</i> , <i>Mastoglia elliptica</i>

Sección S13	Densidad	Biovolumen
Taxa discriminantes de fases	<i>Nitzschia amphibia</i> , <i>Complejo G.p.-G.g.</i> , <i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i> , <i>Navicula veneta</i> , <i>Amphora veneta</i> , <i>Calothrix javanica</i>	<i>Spirogyra</i> sp. 2 , <i>Spirogyra puncticulata</i> , <i>Oedogonium inversum</i> , <i>Complejo G.p.-G.g.</i> , <i>Nitzschia amphibia</i> , <i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i> , <i>Rhopalodia gibba</i> , <i>Ulnaria acus</i> , <i>Mastoglia elliptica</i> , <i>Nitzschia sigmaidea</i> , <i>Oedogonium macrandricum</i> , <i>Amphora veneta</i> , <i>Navicula veneta</i> , <i>Mougeotia virescens</i>
Taxa representativos de la fase turbia	<i>Complejo G.p.-G.g.</i> , <i>Heteroleibleinia pusilla</i> , <i>Navicula veneta</i> , <i>Amphora veneta</i>	<i>Complejo G.p.-G.g.</i> , <i>Amphora veneta</i> , <i>Navicula veneta</i>
Taxa representativos de la fase clara	<i>Nitzschia amphibia</i> , <i>Amphora veneta</i> , <i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i> , <i>Complejo G.p.-G.g.</i> , <i>Ulnaria acus</i> , <i>Navicula veneta</i>	<i>Spirogyra</i> sp. 2 , <i>Nitzschia amphibia</i> , <i>Amphora veneta</i> , <i>Oedogonium inversum</i> , <i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i> , <i>Ulnaria acus</i> , <i>Spirogyra puncticulata</i> , <i>Complejo G.p.-G.g.</i> , <i>Rhopalodia gibba</i>

Cuadro 1: Especies discriminantes de fases y características de cada fase. En cada casillero: taxa que representaron el 70% de la disimilitud total entre grupos o de la similitud total en un mismo grupo. En negrita: especies con porcentajes de contribución mayor dentro de cada análisis.

transparencia y fósforo total pero, también, la densidad de ejes de junco y la superficie disponible por eje de junco. El primer eje retuvo el 53% de la varianza explicada y los vectores que mayormente contribuyeron fueron, la conductividad y el fósforo total en el sector negativo y la transparencia y la superficie disponible por eje de junco en el positivo. El segundo eje contuvo el 23 %de la varianza explicada y los factores con mayor contribución fueron la temperatura y la densidad de ejes de junco. En los análisis de regresión entre el biovolumen, la concentración de clorofila *a* activa y la riqueza específica con los scores del eje 1, los coeficientes de discriminación resultaron significativos, si bien fueron moderadamente elevados (Tabla 10). En contraste, tanto en el caso de la densidad vs. scores del eje1 como de todas las variables con los scores del eje 2,

las regresiones fueron no significativas (Tabla 10). Estos resultados indicaron que el patrón de variación de las variables descriptoras del epifiton seleccionadas se ajustó mejor a aquél dado por las variaciones de luz, salinidad, fósforo y sustrato disponible por eje de junco que con respecto a variables temperatura y densidad de ejes de junco.

Resultados similares en cuanto a la relación de los epifitos con las variaciones de la luz, salinidad y nutrientes se obtuvieron cuando se evaluó la relación de la composición específica y diferentes factores ambientales. Para ello se realizaron cuatro análisis BIOENV utilizando la densidad y el biovolumen de las especies de las secciones S2 (BIOENV 1 y 2. Tabla 11) y S13 (BIOENV 3 y 4. Tabla 11). Las variables ambientales registradas en el perfil incluidas en el análisis fueron ocho, dos por cada uno de los cuatro grupos definidos en el apartado anterior (**variables relacionadas con la penetración de la luz en la columna:** turbidez y sólidos suspendidos, **variables relacionadas con la salinidad:** conductividad y alcalinidad; **c) variables relacionadas con las estaciones del año:** temperatura y oxígeno disuelto; **d) nutrientes:** fósforo total y sílice reactiva). Los resultados de todos estos análisis señalaron aquellas combinaciones de factores ambientales que mejor agruparon las muestras en una forma concordante con el patrón dado por las especies:

***la turbidez y el fósforo total**, en combinaciones de 2 factores

***turbidez, sólidos suspendidos y fósforo total** en combinaciones de 3 factores (en el caso del análisis BIOENV 4 la mejor combinación incluyó a la temperatura en vez de la turbidez, pero la segunda mejor combinación de tres factores fue igual a la mencionada en este ítem).

***conductividad, turbidez, sólidos suspendidos y fósforo total** en combinaciones de 4 factores (en el caso del análisis BIOENV 4, la mejor combinación incluyó a la temperatura en vez de la conductividad, pero la segunda mejor combinación de cuatro factores fue igual a la mencionada en este ítem)

En el caso de los análisis que incluyeron datos de densidad de especies, las correlaciones de Spearman significativas más elevadas entre las matrices de similitud biótica y abiótica se obtuvieron a partir de la combinación de factores turbidez y fósforo total (combinación de 2 factores). En cambio en los análisis que involucraron a datos de biovolumen, las correlaciones de Spearman más elevadas resultaron de una matriz de factores abióticos dada por tres factores: sólidos suspendidos y fósforo total y la turbidez o la temperatura según se tratase de datos de S2 o S13.

Caracterización de ensamblajes algales del epifiton sobre junco

Temporalmente, las variaciones de las taxocenosis se relacionaron con las fases turbia y clara por los que atravesó la laguna. Ello pudo observarse en los análisis ANOSIM, MDS y SIMPER realizados, en particular con respecto a las muestras de la franja superior (S1-S7). En contraste, en los MDS pertenecientes a secciones más profundas (S10-S16), las muestras se distribuyeron en forma mezclada más que en agrupamientos relacionados con las fases observadas. Por esa razón, con el objetivo de caracterizar las taxocenosis epifitas relacionadas con cada una de las fases, se consideraron sólo las secciones superiores, S1 a S7 (Cuadro 2).

FASE TURBIA	FASE CLARA
Julio - septiembre 2001	Diciembre 2001 – junio 2002
* comunidad con arquitectura uniestrato	* comunidad con arquitectura multiestrato
* menores valores de riqueza de especies, equitabilidad y diversidad	* mayores valores de riqueza específica, diversidad y equitabilidad
*concentración de clorofila <i>a</i> activa y feopigmentos relativamente bajos	* concentración de clorofila <i>a</i> activa y feopigmentos relativamente más elevados
* ensamble con dominancia de diatomeas expresado en abundancia y biovolumen	* ensamble con dominancia de diatomeas expresado en abundancia y de clorofitas con respecto al biovolumen
* Estrato único caracterizado por el Complejo G. p.-G. g. y Oedogonium aff. sphaerandrum acompañado por <u>diatomeas</u> : <i>Navicula veneta</i> y <i>Amphora veneta</i> ; <u>cianofitas</u> : <i>Heteroleibleinia pusilla</i> , <i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>Chroococcus dispersus</i> (sólo en JC) y <i>Jaaginema metaphyticum</i> ; <u>clorofitas</u> : <i>Mougeotia virescens</i> .	* Estrato superior caracterizado por <i>Spirogyra</i> spp. ; estrato medio dado por <i>Oedogonium inversum</i> ; estrato inferior variable formado principalmente por <i>Nitzschia amphibia</i> , acompañada en menor proporción por otras <u>diatomeas</u> : <i>Navicula veneta</i> , <i>Amphora veneta</i> , <i>Mastoglia elliptica</i> , <i>Rhopalodia gibba</i> , <i>Rh. operculata</i> , <i>Epithemia adnata</i> , <i>E. sorex</i> ; <u>cianofitas</u> : <i>Heteroleibleinia</i> – <i>Leibleinia epiphytica</i> y <i>Heteroleibleinia mesotricha</i> , <i>Calothrix javanica</i> ; <u>clorofitas</u> : <i>Cosmarium sociale</i> .

Cuadro N°2. Características de las taxocenosis epifíticas en relación a las fases turbia y clara registradas en la laguna durante el período de estudio.

En octubre y noviembre los ensamblajes presentaron características estructurales transicionales con respecto a aquellos considerados en el cuadro 2. En la sección S2 las muestras de octubre fueron similares a las de la fase turbia en virtud de la dominancia del **Complejo G.p-G.g.** En contraste, las de noviembre fueron similares a las de la fase clara debido a la dominancia de *Nitzschia amphibia* y la presencia de *Oedogonium inversum* y de algunos filamentos de especies de *Spirogyra*. A pesar de tener afinidades con las taxocenosis de una u otra fase, estas muestras presentaron características que las diferenciaron notoriamente del resto: sus elevados valores de densidad de organismos y concentración de pigmentos así como también un mayor desarrollo de *Stigeoclonium* aff. *tenue*, *Ulnaria acus* y *U. ulna* var. *ulna* fo.2.

Dichos taxa podrían considerarse como “característicos de períodos posteriores a una perturbación”, ya que también se registró un aumento de su abundancia luego de los eventos de marzo.

A pesar de sus menores valores de biomasa, las muestras de marzo fueron consideradas dentro de la fase clara debido a que las características estructurales más evidentes fueron similares a las halladas en enero y febrero. Por ejemplo, el tipo de fisonomía, la dominancia en densidad de *Nitzschia amphibia* y en biovolumen de las especies de *Spirogyra*, fueron características que se mantuvieron. Esta similitud se vio reflejada en la agrupación de muestras correspondientes a los períodos 2 y 3, no siendo significativas sus diferencias. Sin embargo, cabe señalar algunas variaciones en la composición del ensamble luego de las perturbaciones de marzo. Estas sólo se dieron con respecto a especies de abundancia menor en el estrato inferior: disminución de *Rhopalodia musculus*, *Rh. operculata* y *Heteroleibleinia mesotricha* y aparición, o aumento, de la densidad de taxa como *Lyngbya martensiana*, *L. cincinnata*, *Epithemia adnata* y *E. sorex*, *Cosmarium dybowski* y *C. formosulum* aff. *nathorstii*.

Las diferencias halladas con las secciones más profundas, con respecto al esquema anterior de variaciones temporales, radicarón en que los cambios de biomasa y riqueza se produjeron en forma desfasada en relación con los sectores superiores. Además, el pasaje de un ensamble característico al otro se manifestó más gradualmente. Recién en enero, se registró la presencia de una taxocenosis similar pero de menor desarrollo a aquella relacionada con la fase clara (dominancia de *Nitzschia amphibia* en relación con la densidad y de *Spirogyra* spp. con respecto al biovolumen). Una de las particularidades que presentaron los ensambles de profundidad durante todo el período de estudio fue la mayor densidad de cianofitas oscilatorias (Fase turbia y transicional octubre-noviembre: *Heteroleibleinia pusilla*; Fase clara: *H.-Leibleinia epiphytica*, con una dominancia menos marcada).

Discusión

Patrones espaciales y temporales en la dinámica del epifiton sobre junco

La variación de la biomasa epífita tanto a lo largo del tiempo y en el sentido vertical y horizontal del espacio ha sido investigada por varios autores encontrando diferencias significativas con respecto a todas estas dimensiones (Cattaneo & Kalff, 1980; Jones & Mayer, 1983; Albay & Akcaalan, 2003; Libouriussen & Jeppesen, 2006; Pouliková *et al.*, 2006; Dos Santos *et al.*, 2008; entre otros). En Lacombe las diferencias en las variables descriptoras del epifiton (tanto promedio como por secciones) así como, también, la composición específica registradas entre la periferia y el centro de los juncuales (variación espacial horizontal) no son significativas (Análisis MANOVA y ANOSIM). Esto contrasta con las diferencias temporales y espacial-verticales de dichas variables. Roos (1983 a y b) y Kairesalo (1983), sin embargo, hallan que la composición del epifiton en la zona central (de mayor densidad de ejes) y la periférica en manchones de plantas emergentes en lagos europeos es diferente, siendo la causa de dichas variaciones la mayor influencia de los factores climáticos en la zona del borde. Probablemente en Lacombe la densidad de ejes no es suficiente para ejercer un efecto de sombreado y/o de perturbación por roce entre los ejes (Goldsborough & Robinson, 1996) o bien para moderar la influencia de los factores climáticos (Roos, 1983 b). Tanto observaciones realizadas en Lacombe, durante los estudios preliminares a esta investigación y en los muestreos 2005-2006 (datos no publicados), como datos de Dos Santos *et al.* (2008), indican que serían necesarias densidades de un orden de magnitud mayor que las halladas en el presente estudio para afectar negativamente a la biomasa epífita y poder apreciar diferencias entre distintas zonas de los manchones.

En el sentido vertical, las variaciones de la biomasa, de la composición específica y de la fisonomía de las taxocenosis son evidentes gráficamente y a través de diferentes análisis estadísticos (MANOVA, MDS, ANOSIM). Los patrones hallados muestran taxocenosis de una biomasa menor, con una composición específica empobrecida y una fisonomía más simple a mayor profundidad. Estas observaciones coinciden con lo hallado por otros autores (Apesteguía & Marta, 1979; Buczkó & Ács., 1996-1997; Libouriussen & Jeppesen., 2006; Pouliková *et al.*, 2006). Los resultados no significativos con respecto a diferencias entre secciones en el análisis ANOSIM (ANOSIM 5. Tabla 6) así como, también, una tendencia escasamente marcada a la separación de muestras de las secciones S2 y S13 (ANOSIM 8 y 9) indican, sin

embargo, que los contrastes hallados a través de los otros análisis (MANOVA, MDS) deberían tomarse con precaución, indicando que podría tratarse de variaciones graduales en el perfil, más que de secciones netamente diferentes unas de otras.

De las diferencias encontradas entre niveles merece señalarse que en varias ocasiones, especialmente durante la fase turbia, la primera sección presenta menores valores de biomasa y riqueza de especies en comparación con la sección S2 (e incluso la S4), inmediatamente por debajo. Ello sugiere la ocurrencia de un grado de perturbación mayor a nivel más superficial. El oleaje y la fotoinhibición han sido citados como factores que pueden afectar a las comunidades en el nivel superior (Hill, 1996; Buczkó & Ács, 1996-1997). Por debajo, las secciones S2, S4 y S7 son las que generalmente albergan una mayor biomasa, coincidiendo con lo observado por Loeb & Reuter (1981) acerca de una mayor proliferación del perifiton a profundidades intermedias.

Temporalmente, las variables descriptoras de las taxocenosis epifitas analizadas son concordantes con el patrón de variaciones dado por las fases contrastantes en la laguna, con respecto tanto a los valores promedio del perfil y de cada sección como a la composición específica. En lugar de la segregación de muestras en tres períodos, respecto a las variables relacionadas con el epifiton únicamente se pueden discriminar los ensambles de la fase clara y turbia ya mencionados (ANOSIMs, MDS).

A lo largo del perfil el patrón temporal está retrasado en las secciones más profundas, alcanzándose valores característicos de la fase clara recién a partir de enero. Las diferencias más marcadas, especialmente durante los meses de octubre y noviembre, se dan entre las secciones S7 y S10, porciones que corresponden al intervalo de profundidad 45,5 - 66,5 cm. Coincidentemente, Galanti & Romo (1997) reportan la zonación vertical del epifiton sobre la macrófita *Trapa natans*, con diferencias marcadas entre los primeros 50 cm de profundidad y los 50 cm siguientes. Las diferencias de biomasa epifítica entre distintas partes de una macrófita han sido asociadas a variaciones en la disponibilidad de luz dada por el sombreado del follaje de las plantas (Galanti & Romo, 1997; Sultana *et al.*, 2004). En nuestro caso, no sólo ese factor puede haber limitado el crecimiento del epifiton en las zonas más profundas sino también la menor transparencia del agua durante los meses de octubre y noviembre. Un fenómeno interesante en Lacombe es que, a este nivel, también se observa el límite inferior del desarrollo de follaje tanto de *Stuckenia striata* como de *Myriophyllum quitense*. Ello podría indicar la existencia de una profundidad, a partir de la cual, hay una mayor limitación para el crecimiento de biomasa productora.

El epifiton sobre junco frente a las perturbaciones externas

La variación de la biomasa perifítica puede ser causada por numerosos factores que incluyen la luz, los nutrientes, el sustrato, la temperatura (Hansson, 1992; Romo & Galanti, 1998) así como, también, la hidrodinámica y las macrófitas sumergidas (Goldsborough & Robinson, 1996). Durante el período de estudio se hallan evidencias de la relación de estos factores con las variaciones de la biomasa epifítica. En especial, se observa que las variables referentes a las condiciones de luz en la columna (transparencia, turbidez, sólidos suspendidos) y los nutrientes (fósforo total) son los factores principalmente relacionados.

Jones & Mayer (1983) señalan que la zonación vertical del epifiton podría reflejar la adaptación diferencial de las especies a la luz. Dado que el resto de las variables (conductividad, nutrientes, etc.) no tienen diferencias en el perfil, la disponibilidad lumínica en la columna debe haber sido una de las variables fundamentales en la estructuración de la taxocenosis con la profundidad. A lo largo del año, esta disponibilidad varía en función de las diferencias estacionales del fotoperíodo y la radiación pero, también, debido a la presencia de macrófitas sumergidas y emergentes (Kiss *et al.*, 2003) y del fitoplancton (Lowe, 1996; Libourissen & Jeppesen, 2006). Así, para el epifiton los diferentes estados de equilibrio de la laguna representarían fundamentalmente diferencias en la disponibilidad de la luz que alcanza a la comunidad. El efecto de sombreado por parte del fitoplancton es evidente durante la fase turbia, en la que el epifiton presenta valores de biomasa y riqueza menores, observándose entonces, tal como también lo mencionan Roos (1983 a), Hodgson *et al.* (1986) y Clark & Runnels (1975), que la mayor biomasa de ambas taxocenosis no coincide temporalmente. Con el crecimiento de las macrófitas en la fase clara, la disponibilidad de la luz mejora debido a que el fitoplancton es afectado, por sombreado y/o aumento de la tasa de sedimentación del mismo y/o la presión de pastoreo de cladóceros. Se crean así, condiciones más favorables para el epifiton en octubre y noviembre. Pero durante el desarrollo de la fase clara también puede existir un efecto de sombreado por parte de las macrófitas sobre los epifitos. Los porcentajes de cobertura alcanzados en ambos sitios no son elevados, por lo que su influencia es difícil de evaluar. Se sugiere, entonces, que la acción conjunta del sombreado por macrófitas sumergidas y por el junco en JC (25% de cobertura de macrófitas sumergidas y máximo de densidad de ejes) es una posible explicación de la menor biomasa registrada en este sitio en comparación con la de JP.

La concentración de nutrientes constituye otro factor que puede ser considerado determinante de la cantidad, calidad y distribución espacial y temporal del perifiton en

ambientes lénticos (Lowe, 1996). Específicamente, ya ha sido demostrado el rol que cumple el perifiton en la remoción de fósforo de la columna de agua (Dodds, 2003). Los incrementos de la biomasa epifítica relacionados con el aumento primaveral de fósforo total fueron evidentes gráfica y estadísticamente (ACP, BIOENV).

Particularmente, una mayor biomasa de clorofitas filamentosas ha sido relacionada con elevadas concentraciones del fósforo total del agua (Cattaneo, 1987). En Lacombe este fenómeno puede observarse con respecto a una mayor densidad y biovolumen de *Oedogonium* aff. *sphaerandrum* y *Stigeoclonium* aff. *tenue* en octubre, así como también de *O. inversum* en noviembre y con la aparición de especies de *Spirogyra* también en ese mes.

No obstante, los efectos del aumento de nutrientes habrían estado supeditados a los de la disponibilidad de luz. Por un lado, durante la fase turbia, las concentraciones de fósforo reactivo soluble¹ están por encima de los valores considerados limitantes para el crecimiento algal (5 µg P/l; Ryding & Rast, 1992). Por otro lado, el aumento de la biomasa y riqueza específica en profundidad no están relacionados con el incremento del fósforo en el agua, existiendo un retraso con respecto a las secciones más cercanas a la superficie. Estos hallazgos indican que los nutrientes no constituyen un factor limitante para el crecimiento algal, si bien parecen haberlo favorecido pero sólo en combinaciones también favorables de luz, ya sea por cercanía a la superficie o por una mejoría de las condiciones de luz en la columna de agua. Libouriusen & Jeppesen (2006) también notan que la producción del perifiton depende de las combinaciones entre la disponibilidad de nutrientes y la de la luz cuando el perifiton tiene acceso al mismo tipo de sustrato a lo largo de la columna de agua.

Otro factor que puede haber influido sobre los epifitos es la superficie de plantas emergentes disponible para colonizar. Ésta puede variar en función de: **a)** variaciones en el nivel hidrométrico; **b)** variaciones propias del sustrato (crecimiento o muerte de ejes viejos de mayor diámetro y longitud, o jóvenes de menor talla, dependiendo del factor causante); **c)** creación de espacios o claros en la trama de la comunidad epifita, por ejemplo por muerte y pérdida de sujeción de organismos (en particular los más grandes), por ramoneo o por desprendimiento, etc. Los aumentos del nivel hidrométrico en agosto, octubre y marzo ponen a disposición de los epifitos una gran cantidad de sustrato previamente no sumergido. Esto no se ve reflejado en un incremento de la superficie disponible por área lagunar en ninguna de las tres ocasiones debido a la disminución en la densidad de ejes (más acentuada en marzo que las otras dos ocasiones) pero sí se observa un aumento de la superficie disponible

¹El PRS fue tomado como la fracción del fósforo total biológicamente disponible; Ryding & Rast, 1992

por eje de junco por lo menos en agosto y marzo.

Una porción de sustrato libre constituye un nuevo recurso a ser utilizado (Lowe, 1996). Peterson (1996) señala que las perturbaciones que actúan a gran escala pueden alterar significativamente la densidad y la composición taxonómica del *pool* de especies inmigrantes, dispuestas a colonizar nuevamente las áreas de sustrato libre. Las perturbaciones ocurridas en agosto y marzo generan nuevas oportunidades tanto para las especies que ya estaban presentes como para otras, provenientes de otras taxocenosis pertenecientes o no a la laguna. Es destacable, entonces, que las características de la composición específica y de la fisonomía de los ensambles de agosto y marzo continúen siendo esencialmente similares a las de las taxocenosis registradas en los meses anteriores (julio y febrero, respectivamente). Esto no ocurre luego del evento de octubre, cuando varias especies típicas del estado turbio, pero también varias del estado claro, colonizaron el sustrato libre.

Asimismo, el crecimiento propio del sustrato observado ya a partir de septiembre en cuanto a su densidad y longitud de ejes, también hace aumentar la superficie colonizable, aunque en forma más gradual que en el caso de los incrementos debidos a la elevación del nivel hidrométrico. Por lo tanto su efecto sobre los epifitos queda solapado por la influencia de otros factores de acción más rápida o intensa que alcanzan a una gran proporción de las taxocenosis.

El tercer factor que genera un aumento de sustrato disponible, la creación de espacios dentro de la trama de la comunidad, está íntimamente relacionado con la organización interna de la misma y por lo tanto su influencia se comenta bajo el siguiente título.

Factores internos y la organización de las taxocenosis epífitas

La magnitud y duración de las perturbaciones externas afectan tanto a la resiliencia como a la resistencia de las comunidades (Peterson, 1996), pudiéndolas conducir de un estado de equilibrio a otro. La posibilidad de este pasaje, sin embargo, estará también determinada por la organización interna de la taxocenosis afectada, manifestada en sus características fisonómicas, de la composición específica y fisiológicas (Peterson, 1996). En el presente estudio, las taxocenosis tanto de la fase turbia como de la fase clara presentan configuraciones en su organización interna que les permiten mantenerse lo largo del tiempo. Asimismo, se observa cómo el cambio en las condiciones externas lleva a modificaciones de la estructura interna del epifiton de

la fase turbia que, finalmente, resultan en la construcción de los ensambles característicos de la fase clara.

En el estado turbio, dado que las concentraciones de nutrientes son suficientes y que no se registra la presencia de pastoreadores u organismos capaces de perturbar mecánicamente al epifiton, se considera a la luz como principal factor limitante. Una probable evidencia de ello es el marcado aumento de la densidad de diatomeas (*Complejo G. p.-G. g.*) y clorofitas (*Oedogonium* aff. *sphaerandrum*) características de fase turbia, ocurrido sólo en los niveles más superficiales en el mes de octubre, cuando las condiciones lumínicas mejoraron, a pesar de la alta disponibilidad de nutrientes en toda la columna. En el período turbio, un desarrollo vertical escaso (arquitectura uniestrato) permitiría optimizar el uso de la menor cantidad de luz que llega a la comunidad. Este mismo patrón espacial, con especies de talla menor (taxa filamentosos pequeños, diatomeas dispersas) también es característico de las secciones más profundas con menor disponibilidad lumínica, incluso durante la fase clara. Asimismo, una comunidad uniestrato puede aumentar la resistencia frente a otro factor, la menor estabilidad de la columna de agua dada por la ausencia de macrófitas sumergidas. En especial, referido al Complejo G.p.-G.g., dominante en este período, una de estas especies, *Gomphonema parvulum*, ha sido citada por Hoagland *et al.* (1983) como una especie típica de ambientes de aguas corrientes, por lo que su mayor densidad en este período podría estar asociado al mayor movimiento del agua. Por otro lado, la distribución de las mayores densidades algales a cierta profundidad, en las secciones S4 a S7, en contraste con una abundancia menor en las secciones S1 y S2 durante esta fase evidenciaría la acción de la turbulencia en superficie.

Mayores disponibilidades de luz así como también de fósforo en octubre constituyen nuevos recursos a ser utilizados por las taxocenosis epifitas. Esto fuerza a un cambio de estrategias en los integrantes de los ensambles de la fase turbia, en particular en los niveles más superficiales (franja S1-S7). Al incrementarse marcadamente las densidades tanto del *Complejo G.p.-G.g.* como de *Oedogonium* aff. *sphaerandrum*, el sombreado dado por la propia taxocenosis sobre el estrato inferior también debe haber aumentado. Hoagland *et al.* (1983) reportan que la generación de pedúnculos y de filamentos largos elevan a las diatomeas y posicionan a las clorofitas por encima de los estratos inferiores, evitando de esta forma el sombreado de la propia comunidad. Ambas respuestas son observadas en relación al *Complejo G.p.-G.g.* y a *O. aff. sphaerandrum*. Otros organismos también adoptan esta misma estrategia, por ejemplo *Stigeoclonium* aff. *tenue* presenta partes erguidas mejor desarrolladas en las secciones más superficiales donde predomina la fisonomía multiestrato; en tanto que en las secciones más profundas, de fisonomía más simple,

se observan talos con partes basales extendidas y unas pocas ramificaciones erectas cortas. Algunas especies, que ya se hallaban en el ambiente con abundancias reducidas, también pudieron haber sido favorecidas en función de su porte más alto, por ejemplo, *Oedogonium inversum*.

Frente a esta nueva situación, la composición taxonómica continúa cambiando alcanzándose mayores valores de diversidad y biovolumen. El factor que opera en este cambio favorece a algunas especies y perjudica a otras. Este efecto diferencial sobre los taxa se manifiesta en la redistribución de la densidad y el biovolumen, desde un ensamble estructurado por abundantes organismos de biovolumen pequeño (diatomeas), a otro cuya estructura está dominada por especies de mayor biovolumen y menor densidad (*Spirogyra* spp.). Cattaneo (1983) ha comprobado que las reducciones de los máximos de biomasa primaverales del epifiton, así como también los cambios en la composición específica, pueden ser atribuidos al pastoreo. El cambio en los tamaños de las especies estructurantes de la comunidad lleva a considerar la ocurrencia de pastoreo selectivo en función del tamaño (Cattaneo & Kalff, 1986). En principio, se observa que la disminución en la concentración de clorofila *a* y en la densidad total desde octubre a diciembre, así como los cambios en la composición, están relacionados con la presencia de pastoreadores pequeños y medianos: testáceos, otros protozoos y quironómidos. El aumento de densidad de los protozoos coincide con la disminución en un orden de magnitud del *Complejo G.p.-G.g.* y el aumento en igual proporción de *Nitzschia amphibia*. El consumo selectivo por parte de estos organismos afecta especialmente al *Complejo G.p.-G.g.* pero también a *Mastogloia elliptica* y las especies de *Ulnaria*. Hudon *et al.* (1987) indican que varios pastoreadores, desde ciliados hasta renacuajos, prefieren diatomeas que formen colonias más que especies pequeñas postradas y solitarias. Específicamente, Albay & Aykulu (2002), indican que el consumo de los ciliados afecta especialmente a las diatomeas pedunculadas como *Gomphonema* spp. De esta forma, *N. amphibia* y otras especies como *Amphora veneta* o *Navicula veneta* pueden haber tenido cierta ventaja sobre las colonias arborescentes del *Complejo G.p.-G.g.*, las colonias en forma de almohadilla o en empalizada de las especies de *Ulnaria* o las agrupaciones irregulares reunidas por una vaina mucilaginosa de *Mastogloia elliptica*. Esta presión de pastoreo sobre ciertas diatomeas no sólo puede haber impulsado el cambio en la composición de este grupo, sino también puede haber liberado a las clorofitas de la competencia con las propias diatomeas, quedando, debido a su mayor tamaño, excluidas de las dietas de los pastoreadores pequeños (Peters, 1983).

Los contenidos digestivos de los quironómidos no fueron analizados, pero su capacidad de ingesta de pequeñas diatomeas como *Gomphonema parvulum* y

Achnanthes minutissima ha sido reportada por otros investigadores (Kairesalo, 1983). Dado su tamaño, el consumo por parte de los quironómidos es menos selectivo. En ese sentido se observa una menor biomasa algal (incluyendo talos grandes y pequeños) en las cercanías de los estuches de estos organismos, en especial en la zona anterior (entrada). Con respecto a la presencia de grandes pastoreadores, cabe destacar que no se registra la presencia de gasterópodos, ni se observan rastros de un posible pastoreo por parte de estos consumidores (senderos o claros en la arquitectura de la comunidad epifítica o filamentos fragmentados debido al ramoneo). La composición de la taxocenosis refleja justamente esta ausencia, por estar dominada por clorofitas filamentosas y no contener especies estrechamente adheridas al sustrato, resistentes a este tipo de pastoreo, como por ejemplo especies de *Cocconeis*. (Roos, 1983 a).

El efecto de los quironómidos y de los testáceos no sólo se ejerce por consumo sino que se extiende también a la utilización de epifitos en la construcción de estuches y tecas, respectivamente (Cattaneo, 1983). En el caso de ciertos testáceos, la utilización de algas afectó al Complejo *G.p.-G.g.*, y también a *Amphora veneta*, *Navicula veneta* y *Nitzschia amphibia*. En cambio, en la construcción de estuches, los quironómidos utilizaron preferentemente talos alargados como los de *Ulnaria spp.* y *Oedogonium inversum*, entre los que se hallaron intercalados talos más pequeños como *Cyclotella meneghiniana* y Complejo *G. p.-G.g.*

Un tercer efecto de estos organismos puede ser el de crear espacios susceptibles de ser colonizados al afectar a *Oedogonium inversum* y al “limpiar” de diatomeas, la superficie del sustrato. La ocupación de estos claros se habría llevado a cabo principalmente por las especies de *Spirogyra*. Asimismo, nuevos espacios colonizables podrían haber sido creados con la desaparición de estuches directamente adheridos al sustrato en diciembre.

La dominancia de las especies de *Spirogyra* determina una arquitectura con un mayor desarrollo vertical desde diciembre en adelante. El estrato inferior queda sujeto al sombreado de los filamentos de las zignematales. Los taxa que crecen en estratos inferiores deben estar adaptados a una escasa difusión de nutrientes debido a un menor movimiento del agua circundante y a una menor disponibilidad de luz (Hudon *et al.*, 1987). En ese sentido, es llamativo que ninguna de las especies características del período turbio como el Complejo *G.p.-G.g.* y *Oedogonium aff. sphaerandrum* desapareciera por completo, sino que continuaron registrándose a lo largo de todo el estudio pero con una abundancia escasa.

Con base en esta última observación, se considera la acción de otro factor que pudiera impedir el crecimiento de estas especies, aún cuando las condiciones en el

estrato inferior les fueran favorables. Dado que los organismos del *Complejo G.p.-G.g.* y los de *Oedogonium* aff. *sphaerandrum* se sujetan directamente al sustrato junco y que no se hallaron especímenes de estas especies como epifitos secundarios, la escasez de superficie de sustrato libre es considerada como un factor influyente. A partir de noviembre, la mayor parte del área de la macrófita es colonizada por oedogoniales y zignematales, las cuales en sí mismas tampoco constituyen una superficie colonizable. Específicamente, las zignematales cuentan con paredes rodeadas de una vaina mucilaginosa que impide el establecimiento de los epifitos (Hutchinson, 1975; Eminson & Moss, 1980). Roos (1983 a) señala igual fenómeno con respecto a las zignematales pero indica que las oedogoniales suelen ser colonizadas por gran cantidad de diatomeas. En Lacombe, en contraste, todas las oedogoniales se han presentado libres de epifitos. Algunos autores han sugerido que la competencia por el espacio libre colonizable puede llegar a generar cambios en la composición específica de diatomeas (Brown & Austin, 1973; Hoagland *et al.*, 1983), favoreciendo a algunas especies más que a otras (Brown, 1973). En Lacombe, el establecimiento de organismos directamente fijos al sustrato, por ejemplo a través de pedúnculos de fijación (*Complejo G.p.-G.g.*) se habría tornado dificultoso. En cambio, las especies que dominan durante la fase clara en el estrato inferior, *Nitzschia amphibia*, *Amphora veneta*, *Rhopalodia gibba*, *Rh. operculata*, *Rh. musculus* y otras, son capaces de crecer entre las digitaciones de las células basales de *Spirogyra* spp., sobre la superficie de partes postradas de *Stigeoclonium* aff. *tenue* o *Coleochaete orbicularis* y en manchones de epifitos sobre estados reproductivos de las zignematales. No sólo ciertas especies de diatomeas sino también otras formas de clorofitas y cianofitas son favorecidas. Entre ellos, talos coloniales (*Coenocystis subcylindrica*, *Nostoc paludosum*) o filamentosos que se enredan alrededor del sustrato (*Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica*, *H. mesotricha*, *Mougeotia virescens*, *Spirogyra* sp.1).

La elevación del nivel hidrométrico en marzo revierte la situación de escasez de sustrato libre. Sin embargo, la rápida colonización por parte de las especies de *Spirogyra* evidencia las ventajas competitivas de este género, impidiendo el asentamiento de otras especies fijas directamente al sustrato. En el estrato inferior, la disminución del desarrollo vertical dado por la menor longitud de las células y por ende de filamentos de *Spirogyra* spp. puede haber producido diferencias en las condiciones de luz y de nutrientes. Así, se deben haber generado nuevas oportunidades para que algunos taxa aumenten sus densidades (*Epithemia adnata*, *E. sorex*, *Cosmariun dybowski*, *Cosmariun formosulum* var. *nathorstii*, *Rhopalodia gibba*, *Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica* y *Lyngbya martensiana*, entre otros) en tanto que otras se ven perjudicadas (*Rhopalodia musculus* y *Rh. operculata* o *Heteroleibleinia mesotricha*).

Cabe destacar que, con excepción de *Epithemia adnata*, el resto de las especies que incrementan su abundancia en este período ya integraban las taxocenosis desde meses anteriores a marzo.

Interpretación de la dinámica del epifiton sobre junco

Como ya se ha mencionado, la ocurrencia de ensambles característicos en coincidencia con diferentes fases de la laguna se cumple principalmente en las secciones superiores (franja S1-S7). Por esta razón, la discusión y el modelo conceptual que se detallan a continuación se realizaron con base en las observaciones de esta porción del perfil.

Una taxocenosis estable se caracteriza por una organización interna que persiste en el tiempo, en virtud de los mecanismos internos de estabilización y sus características de resiliencia y resistencia frente a las perturbaciones externas.

La permanencia en el tiempo se manifiesta a través de la observación de ensambles similares a lo largo de 3 meses en el caso de los de la fase turbia y de 6 meses en los pertenecientes a la fase clara. Otros autores, en cambio, han encontrado que la composición del perifiton se modifica más rápidamente. Albay & Akcaalan (2003) por ejemplo, encuentran que el reemplazo de numerosos taxa de la comunidad epifítica sobre *Phragmites australis* se produce cada cuatro semanas. La presencia de los ensambles característicos de la fase clara en Lacombe es especialmente duradera, por lo que los mecanismos de estabilización dados por la estructura interna de la comunidad son más evidentes. En este período, el crecimiento de las especies de *Spirogyra* determina en gran parte la fisonomía de la comunidad a través de mecanismos de estabilización análogos a aquellos observados con respecto a las macrófitas sumergidas. Entre ellos se consideran: sombreado sobre otros epifitos, mecanismos que evitan el epifitismo secundario y segregación de taxa que necesitan sustrato libre para crecer. Ello determina que sólo se desarrolle un estrato inferior en donde las otras especies, además de que probablemente compiten entre sí, estén en una situación de desventaja por los recursos de luz y nutrientes con respecto a estas clorofitas de gran porte. Los mecanismos de estabilización en la fase turbia son menos evidentes pero posiblemente consisten en la ocupación de la mayor parte del sustrato libre por los pedúnculos cortos del Complejo *G.p.-G.g.* y el desarrollo de una arquitectura uniestrato para maximizar la distribución de luz dentro del *film*.

La resiliencia de las taxocenosis aumenta con la riqueza específica (variedad de formas de vida así como de grupos funcionales) al brindar una mayor cantidad de

posibilidades de respuesta frente a las perturbaciones y, por ende, la posibilidad de retornar al mismo estado (Carpenter & Cottingham, 1997; Folke *et al.*, 2004). En forma comparada, los ensambles de la fase clara con una riqueza de especies más elevada deberían considerarse relativamente más estables que los ensambles de la fase turbia con una cantidad de taxa menor. Sin embargo, ambos tipos de taxocenosis presentan una resiliencia elevada frente a las diferentes perturbaciones por las que pasaron. Las asociaciones características de la fase turbia persisten luego de los eventos de agosto, así como las de la fase clara lo hacen frente a los de marzo. En ambos casos, no sólo las taxocenosis se recuperan conservando su identidad en las zonas ya colonizadas, sino que, también, se organizan a partir de sus elementos fundamentales, adoptando la misma fisonomía en el sustrato libre que queda sumergido luego de los aumentos del nivel hidrométrico.

El cambio entre ambos “tipos” de taxocenosis se da con la ocurrencia de las perturbaciones de octubre y noviembre, las cuales no sólo implican eventos similares a los de agosto y marzo (turbulencia, elevación del nivel hidrométrico etc.) sino también una modificación de la disponibilidad de recursos (sustrato, nutrientes y luz), además de los cambios estacionales de temperatura y radiación. Sin embargo, los niveles de todos estos factores favorecen en un principio a taxa de la fase turbia (*Complejo G.p.-G.g.*, *Oedogonium* aff. *sphaerandrum*) con valores de densidad máximos en octubre. ¿Por qué entonces, si las perturbaciones externas favorecen a las especies de la fase turbia, los ensambles continúan cambiando? La respuesta probablemente radica en el rol que juegan los factores internos de la comunidad. Entre otros, el consumo y utilización de algas como materiales de construcción, el sombreado creado por el propio ensamble, la modificación de la disponibilidad de sustrato libre, pueden haber modificado las relaciones internas entre los componentes del ensamble turbio. Tal como señala Gunderson (2003) la resiliencia se relaciona estrechamente con la estructura interna de una comunidad, por lo que los cambios en las relaciones entre componentes de los ensambles de la fase turbia durante el período de transición, pueden haber mellado la resiliencia del mismo. Cabe notar que varias de las especies características en la fase clara, ya se encuentran en forma rara e incluso escasa en los ensambles de la fase turbia (*Nitzschia amphibia* y *Oedogonium inversum*, por ejemplo), constituyendo entonces la simiente a partir de la cual se genera el cambio. De la misma forma, los taxa de la fase turbia (*Complejo G.p.-G.g.*, *Oedogonium* aff. *sphaerandrum*, *Navicula veneta*, *Amphora veneta*, *Heteroleibleinia pusilla*) continúan registrándose en forma escasa, conservando entonces la posibilidad de regreso a un ensamble similar al de la fase turbia cuando las condiciones cambiaran nuevamente (por ejemplo, luego de las perturbaciones en marzo).

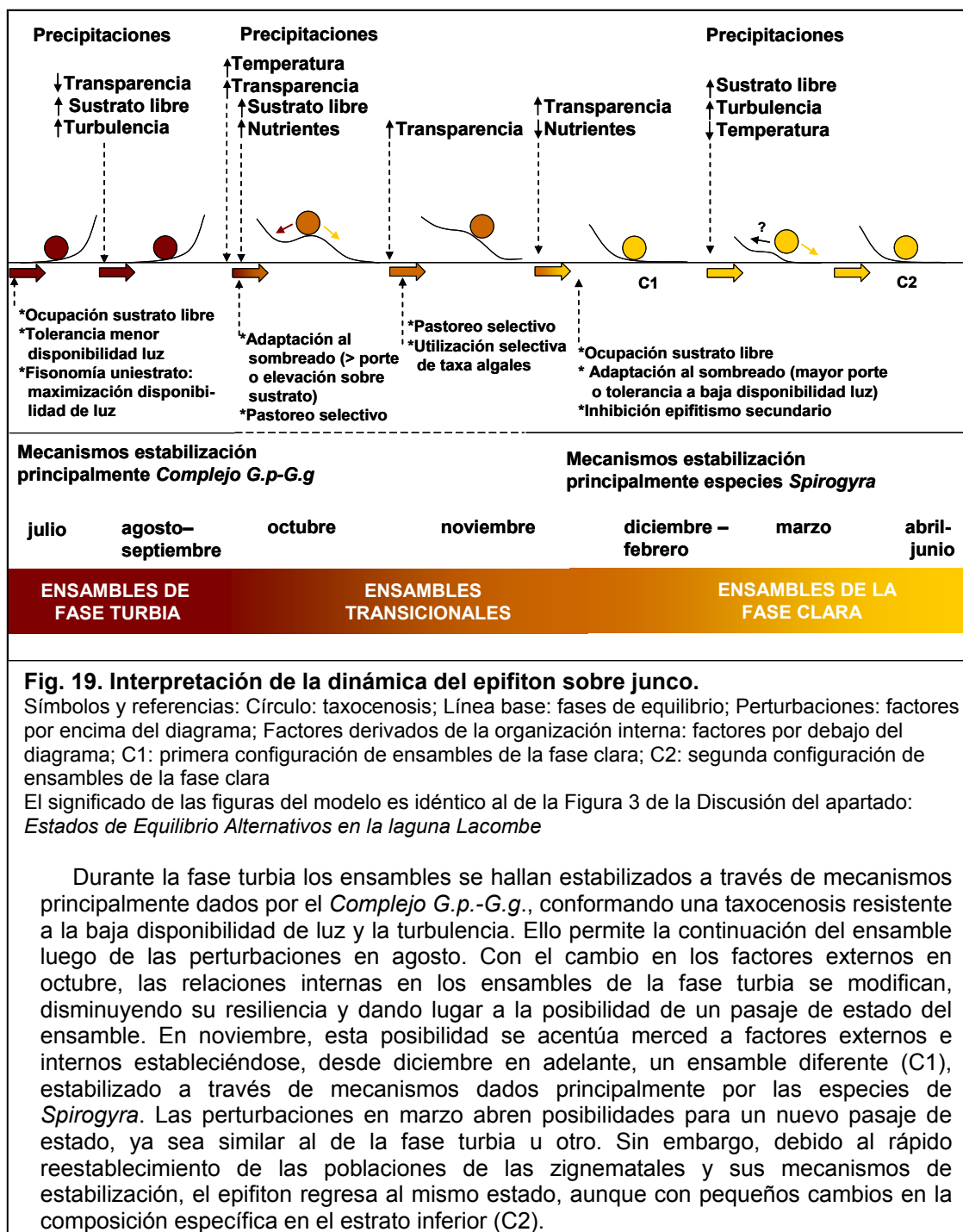
En ese sentido, es interesante considerar la analogía propuesta por Walker *et al.* (2006) que toma a las especies clave (aquellas que estructuran la comunidad) como “conductores” y al resto de los taxa (que viven en el mismo sitio sin alterar significativamente al ensamble) como “pasajeros”. A medida que las condiciones externas e internas se modifican, las especies pueden intercambiar roles. La resiliencia del ensamble reside entonces en la cantidad de “conductores” y el número de “pasajeros” que son potenciales “conductores”. No sólo serían importantes las especies en sí sino, también, la diversidad de grupos funcionales que estuvieran representados por las mismas (*functional-group diversity*) y las diferencias en las respuestas de las especies que componen cada grupo (*functional-response diversity*) (Folke *et. al.*, 2004). El cambio de roles entre las diatomeas características de una u otra fase y sus diferentes respuestas a factores como la disponibilidad de luz, sustrato, pastoreo, etc., parece ajustarse a esta analogía. De la misma forma, podría considerarse que los cambios composicionales operados a partir de marzo, podrían tomarse como la adición y la sustracción de “pasajeros” potencialmente capaces de convertirse en “conductores”.

La organización interna de los ensambles también se relaciona con la propiedad de resistencia. En forma breve, se considera que las taxocenosis de la fase turbia son resistentes a la menor disponibilidad de luz y a la turbulencia. La complejidad de los ensambles de la fase clara permite distinguir dos tipos de organismos: aquellos de gran porte resistentes al pastoreo y otros pertenecientes al estrato inferior, resistentes a la menor disponibilidad de luz y nutrientes así como, también, a la escasez de sustrato libre colonizable.

En virtud de lo expuesto, las taxocenosis desarrolladas en cada fase de la laguna pueden considerarse en estados claramente diferentes uno de otro, caracterizadas por los mecanismos de estabilización y las propiedades de resiliencia y resistencia mencionadas. La interpretación de sus dinámicas puede sintetizarse utilizando un modelo gráfico en el que se muestran los estados del epifiton, las perturbaciones y factores internos que pudieron estructurar estas taxocenosis (Fig.19).

Si los dos “tipos” de ensambles son estados diferentes del epifiton, entonces cabría preguntarse si los mismos son alternativos, en forma similar a lo que ocurre a una escala superior en los cuerpos de agua someros. Scheffer *et al.* (2001) indican que los patrones emergentes esperables en una situación donde hubiera estados alternativos en cualquier ecosistema podrían ser los siguientes: 1) El pasaje de un estado a otro está, generalmente, acompañado por un cambio de las formas de vida dominantes; 2) los pasajes de estado son frecuentemente impulsados por eventos

estocásticos como epidemias y extremos climáticos; 3) los mecanismos de estabilización de los diferentes estados son tanto biológicos, como físicos y químicos.



De acuerdo con estas premisas, en el caso del epifiton, podría considerarse que se cumplen todas ellas en virtud de lo explicado en los párrafos anteriores. En esta interpretación debe tenerse en cuenta que a escala de esta comunidad eventos, como por ejemplo la turbulencia y/o la precipitación, comprenden perturbaciones extremas. Sin embargo, tal como estos y otros autores señalan (Scheffer, 1998; Carpenter, 2001;

Scheffer & Carpenter, 2003 a), la verificación acerca de la multiplicidad de estados debe realizarse a partir de diversas fuentes: datos de campo, experimentación, estudio de casos, etc. en los que se compruebe la ocurrencia de histéresis. En lo que respecta a datos de campo, no se han encontrado estudios con respecto al epifiton sobre macrófitas emergentes o sustratos artificiales bajo diferentes estados en sistemas comparables a Lacombe, que permitan establecer paralelos en forma similar a los realizados para establecer la ocurrencia de estados alternativos en la laguna. Sin embargo, la corta serie temporal de datos del presente trabajo, podría aportar evidencia de una tendencia no lineal de las variables de estado del epifiton con respecto a los factores control. Ello implica un nuevo problema. Tal como indican Grim & Wissel (1997), los conceptos relacionados con la estabilidad interpretan al sistema ecológico como un sistema dinámico simple, es decir aquél que puede ser definido en forma no ambigua a través de una variable de estado, estados de referencia y perturbaciones posibles, tal como los sistemas empleados en la física. Esto obliga al ecólogo a elegir una variable de estado particular, así como un estado de referencia o un tipo de perturbación. En el caso de la Hipótesis de los Estados de Equilibrio Alternativos las variables de estado escogidas en casi todos los casos han sido la concentración de clorofila *a* fitoplanctónica y el porcentaje de cobertura de macrófitas sumergidas (Scheffer, 1998). Por otro lado, los factores control seleccionados han sido frecuentemente la concentración de nutrientes y la transparencia (Scheffer, 1998). En el caso del epifiton, las variables de estado que mejor discriminan las diferentes fases o estados no han sido evaluadas. Por esta razón al realizar los gráficos “variable de estado vs. factor control” también se realizó esta evaluación. Tanto en función de los factores control considerados por Scheffer (1998) como de acuerdo con los resultados obtenidos acerca de las variables ambientales mejor relacionadas con la dinámica del epifiton en la presente investigación, los factores control elegidos son el fósforo total y la transparencia. Las combinaciones de variables de estado y factores control en las que se observa una tendencia no lineal, dada por un “salto” de valores entre el período de la fase turbia y la fase clara son el biovolumen, el biovolumen promedio por individuo, la clorofila *a* activa y la riqueza específica con el fósforo total y sólo el biovolumen promedio por individuo y la clorofila *a* activa con la transparencia (Fig. 20). Por esta razón estas dos últimas variables de estado serían las más convenientes a utilizar en la discriminación de fases en el epifiton. En cambio, la densidad de organismos sería la menos conveniente debido a que no presenta una tendencia no lineal con respecto a alguno de los dos factores control. En relación a la alternancia de estados, tal como se indicó en el caso de las variables ambientales en el apartado anterior, las tendencias no lineales señalan la posibilidad de dos situaciones: a) la

existencia de dos estados diferentes separados por un límite (*threshold*) dado por el valor control; b) la existencia de dos estados diferentes separados por dos límites

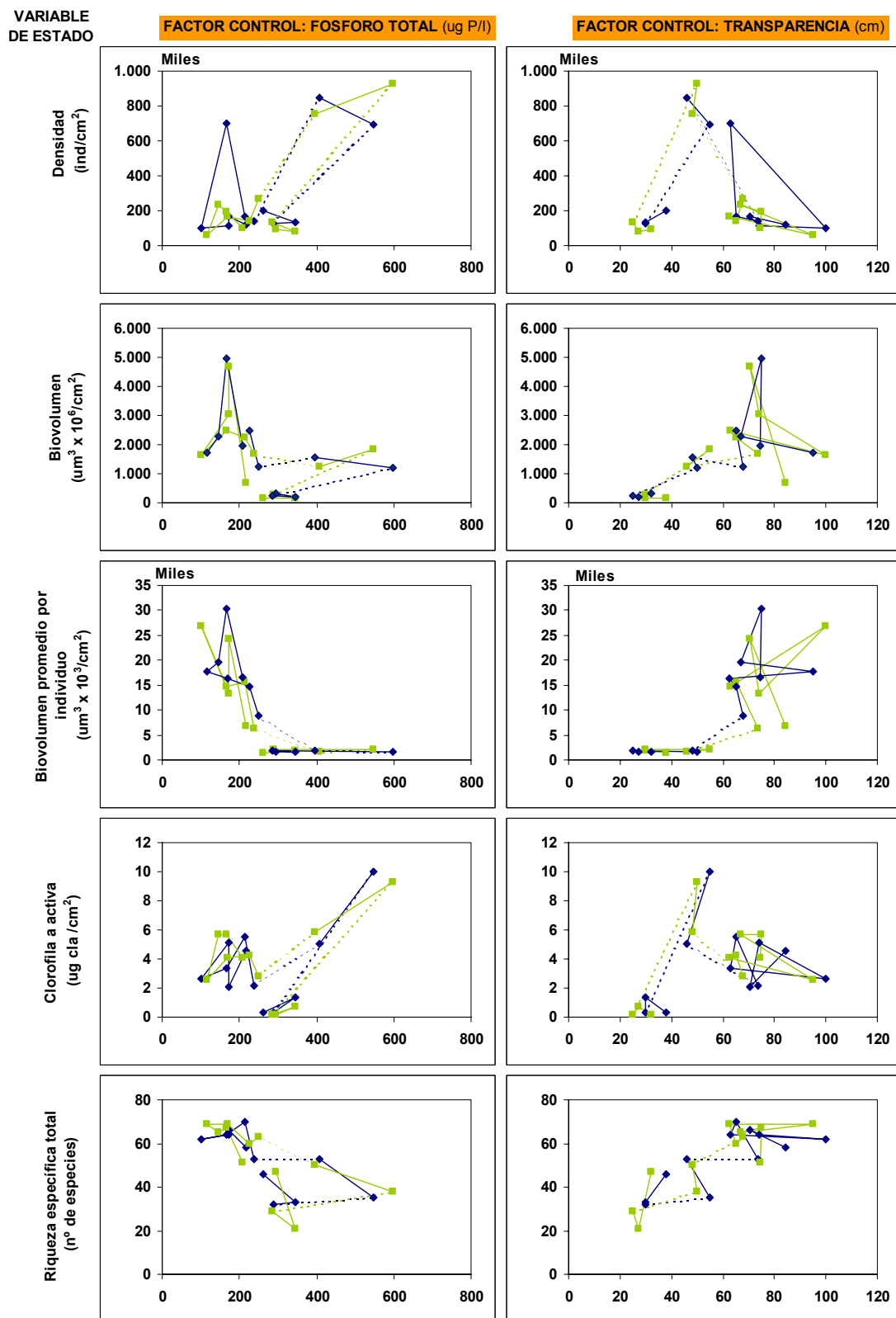


Fig. 20. Variables de estado del epifiton vs. factores control. Valores promedio en el perfil de variables descriptoras del epifiton vs. concentración de fósforo total y transparencia. Líneas de puntos: unión entre muestras de la fase turbia (julio-septiembre) y de la fase clara (diciembre-junio) con aquellas del periodo de transición (octubre-noviembre). Líneas continuas: unión entre muestras de la fase turbia o de la fase clara. Líneas azules: JP, Líneas verdes: JC.

(*thresholds*), esperándose que para un rango de valores del factor control puedan darse cualquiera de los dos estados, dependiendo de las condiciones externas e internas que empujen al sistema hacia uno u otro estado. Estas tendencias no lineales dejan abierta entonces la posibilidad de encontrar una alternancia de estados estables en el epifiton

El epifiton sobre macrófitas sumergidas

Cattaneo & Kalff (1980) encuentran que la biomasa de epifitos sobre macrófitas sumergidas es mayor en plantas que crecen en sitios más profundos. En Lacombe, en forma similar, se registra en los sitios profundos de juncales (JP y JC) una biomasa mayor o igual que en los sitios menos profundos (ALe y ALr). En éstos últimos también se alcanzan elevados valores pero relacionados con aumentos marcados de la altura hidrométrica en octubre y en marzo. Especialmente, el último evento deja a las macrófitas unos 30 cm por debajo de la superficie del agua semejando a las condiciones en las que crecen las plantas a mayor profundidad.

Los relativamente bajos valores de clorofila *a* epifítica hallados desde noviembre a febrero sobre *S. striata* en los sitios AL, están asociados por un lado a los mayores porcentajes de cobertura de las macrófitas sumergidas y por el otro con la presencia de diversos pastoreadores. El sombreado generado por el follaje de las plantas puede haber afectado a la taxocenosis epifítica creciendo sobre ellas. Sin embargo, estos valores bajos de biomasa también podrían deberse a la inclusión de ramificaciones muy epifitadas y otras con escaso perifiton que se utilizan para conformar la muestra, en un intento por integrar la mayor variabilidad posible. Esta observación, por otro lado se relaciona con lo expresado por Eminson & Moss (1980) acerca de que la rápida renovación de las ramificaciones y hojas puede considerarse como una estrategia de la macrófita para sobrevivir a los efectos negativos de los epifitos.

En cuanto al pastoreo y utilización de algas en la construcción de estuches y tecas, además de los testáceos, otros protozoos y quironómidos ya mencionados con respecto al junco, se observa una gran cantidad de anfípodos del género *Hyaella*. Su abundancia entre las macrófitas sumergidas sugiere su probable participación en el consumo de epifiton y de la materia orgánica que crece o sedimenta sobre las plantas.

Otro factor que puede haber afectado a los epifitos sobre las macrófitas sumergidas es la probable acción alelopática de *M. quitense*. Cattaneo & Kalff (1980). señalan que las plantas con hojas disectas soportan usualmente una biomasa epifítica mayor que aquellas de hojas enteras. Sin embargo, durante el período de estudio, las

concentraciones de clorofila *a* epifítica son generalmente menores sobre *M. quitense* que sobre *S. striata*. *M. quitense* no ha sido estudiada todavía en relación a su actividad alelopática, pero una especie cercana, *M. spicatum*, es ampliamente conocida por tal propiedad. Hilt (2006) indica que la actividad alelopática de esa especie tendría efectos marcados en las algas que se encontraran sobre la planta más que en aquellas que estuvieran suspendidas. Si *M. quitense* tuviera un efecto alelopático, esa influencia se extendería especialmente a la taxocenosis sobre esa planta y no al fitoplancton y/o al epifiton creciendo sobre las demás macrófitas, lo que explicaría las diferencias de biomasa epifítica halladas.

Otra explicación posible puede hallarse en lo que sostienen algunos autores acerca de que entre los sustratos vivos y el epifiton hay una transferencia elevada de nutrientes, especialmente de fósforo y nitrógeno. Si las plantas de *S. striata* contribuyeran con estas sustancias más que las de *M. quitense*, entonces también pueden explicarse las diferencias de biomasa epifita observada entre ambas macrófitas sumergidas por este fenómeno. Sin embargo, cabe considerar la hipótesis de Eminson & Moss (1980) que argumenta que la dependencia de los epifitos con respecto a la transferencia de fósforo y nitrógeno desde las macrófitas es menor, conforme aumentan las concentraciones de nutrientes en el agua. Phillips *et al.* (1978) sostienen en forma similar que los epifitos no dependen en forma exclusiva de los metabolitos producidos por las plantas sumergidas para su desarrollo, sino más bien de las condiciones provistas por las características del agua. En Lacombe las concentraciones de P y N alcanzan niveles correspondientes a cuerpos de agua eutróficos e, incluso, hipereutróficos. Por lo tanto, se puede considerar que la principal fuente de recursos nutritivos para los epifitos es el agua y no las macrófitas. Por otro lado, las evidencias acerca de un intercambio de metabolitos entre macrófitas y epifiton son contradictorias. Cattaneo & Kalff (1979) y Carignan & Kalff (1982) hallan, respectivamente, que en las especies *Potamogeton richardsonii* y *Myriophyllum spicatum* (taxonómicamente emparentadas con los taxa hallados en Lacombe), la transferencia de fósforo es efectivamente escasa e insuficiente como para que resultara en un fenómeno ventajoso para los epifitos.

Interpretación de la dinámica del epifiton sobre macrófitas sumergidas

Dada la ausencia de sustrato durante la fase turbia y la elevada variabilidad de la estructura y crecimiento de las macrófitas sustrato en la fase clara, el patrón de variación del epifiton de macrófitas sumergidas resulta menos claramente

determinado. A diferencia del epifiton de junco, no se puede reconocer un ensamble con niveles de biomasa características de la fase clara, ya que estas taxocenosis son acentuadamente variables a ese respecto.

La comparación de las dinámicas de los epifitos sobre macrófitas sumergidas y emergentes muestra similitudes con respecto a los factores ambientales: mayor cantidad de biomasa en octubre (sobre todo en zonas profundas) relacionada con el aumento de fósforo total, de temperatura y de la transparencia del agua; y luego, reducción de la clorofila *a* de los epifitos asociado al pastoreo, aunque en este último caso, también puede ser debido en parte a la rápida generación de ramificaciones por parte de las macrófitas.

Por otro lado, las diferencias en cuanto la influencia del aumento del nivel hidrométrico sobre los dos tipos de macrófitas en marzo, puede explicar el aumento de la biomasa epifita sobre *S. striata* en los sitios AL en contraste con la disminución de la biomasa del epifiton sobre junco. Mientras que el junco constituye para los epifitos una nueva área sumergida disponible para la colonización y la generación de nuevos parches de comunidad, la retracción en las poblaciones de macrófitas significa una superficie cada vez menor de sustrato, ya colonizado y en un estadio de senescencia avanzado. La recuperación de la biomasa epifítica sobre junco se observa en los meses siguientes, en tanto que el aumento de la biomasa de epifitos sobre plantas sumergidas toma más tiempo y está relacionada con una recuperación de los manchones de macrófitas en junio.

ESTRUCTURA Y DINAMICA DE LOS ENSAMBLES EPIPELICOS

Introducción

La visión de la organización del perifiton dada hasta este momento, involucra la ocurrencia de un gradiente vertical definido principalmente en dirección de la luz, con discontinuidades que fueron acentuadas o no según las ocasiones de muestreo. Las macrófitas sumergidas también mostraron un gradiente pronunciado de biomasa al disponer la mayor parte de su follaje en los últimos 50-65 cm de sus tallos. Esta organización vertical, claramente definida con respecto a las comunidades adnatas y las macrófitas sumergidas, contrastó con la homogeneidad de situaciones en la columna sugerida por los resultados de las variables ambientales.

Una perspectiva acorde con estas observaciones es la de Margalef (1980). Este autor, indica que un prisma o columna vertical podría considerarse como la representación ideal a la que sería reducible todo el ecosistema, en el que el ciclo de materia se cerrara prácticamente. Este modelo en capas, basado en la producción y la respiración, ha sido señalado también por Odum (1980). Los gradientes verticales anteriormente mencionados en Lacombe se ajustan a lo indicado por estos autores: un segmento superior del prisma que contiene una mayor cantidad de productores primarios y por lo tanto tendría una producción que supera a la respiración. Pero este modelo también incluye un segmento inferior que se caracteriza por relaciones opuestas y complementarias (mayor respiración y menor producción). En este segmento inferior están incluidos, en el caso de los ecosistemas acuáticos, los sedimentos y la comunidad relacionada, constituyendo una de las discontinuidades más notables en estos sistemas (Margalef, 1983). La relación complementaria entre ambos segmentos implica la explotación del segmento superior por el inferior (Margalef, 1980), es decir, el compartimiento más rico en información (segmento inferior) utiliza una parte de la energía que proviene de alguna forma desde el compartimiento opuesto (segmento superior). Así, el compartimiento subsidiado puede tener un grado más avanzado en organización, o bien tener una dinámica más conservadora o una estructura compleja subdivisible en subcompartimientos o ésta estar miniaturizada (Margalef, 1980).

El modelo de los Estados Estables Alternativos se basa principalmente en componentes y procesos pertenecientes al segmento superior (fitoplancton + follaje de macrófitas

sumergidas + zooplancton + peces), tomando en cuenta sólo algunas relaciones con los sedimentos (carga interna de fósforo y actividad de los peces bentónicos). Ello deja a un lado las relaciones complementarias con el segmento inferior y pormenoriza el hecho de que un segmento marcha en función del otro. Al no incluir este compartimiento, también segregaría a gran parte del contenido de “información” del sistema, motor de los intercambios de materia y energía entre la frontera asimétrica agua-sedimentos (Margalef, 1980) y, por ende, responsable de numerosas variaciones en la columna de agua.

Como ya se ha mencionado en la introducción del apartado que trata al epifiton, esta visión de una mayor importancia de los componentes y procesos que se dan en la columna de agua ha favorecido históricamente a los estudios del plancton con respecto a las demás comunidades. En el caso del epipelon, sin embargo, el reconocimiento de que los taxa algales bénticos pueden ser utilizados como indicadores de la calidad del agua (en especial las diatomeas) ha impulsado numerosos estudios, aunque sólo en ambientes lóticos. En el ámbito de la Provincia de Buenos Aires, se pueden citar varios trabajos de corte ecológico realizados en esos ambientes: Claps (1991 b, 1994, 1996), Giorgi & Malacalza (1994); Gómez, (1998, 1999), Gómez & Licursi, (2001), Gómez *et al* (2003 a), Tolcach & Gómez (2002), Licursi & Gómez (2002, 2003), entre otros. No obstante, no se han hallado trabajos del mismo corte en ambientes lénticos.

Dada la falta de conocimiento acerca del epipelon en lagunas pampeanas y, específicamente, respecto a sus relaciones con el resto de compartimientos algales (fitoperifiton y fitoplancton), los objetivos particulares de este apartado son: a) evaluar la variación espacial y temporal de las variables estructurales y dinámicas de las algas del epipelon en sectores representativos de la laguna Lacombe, discriminando las fracciones epifítica, planctónica y epipélica propiamente dicha que componen los ensambles; b) Analizar las relaciones entre los ensambles algales bénticos y las variables ambientales, determinando aquellas que tienen una mayor relación con esta taxocenosis; c) Establecer la existencia de patrones en la estructura y dinámica de los ensambles algales del epipelon relacionados a los estados de equilibrio, desarrollando como resultado un modelo conceptual que represente dichas variaciones.

Resultados

Caracterización del ambiente bentónico.

Macroscópicamente, los sedimentos lacustres de Lacombe se caracterizaron por estar laxamente dispuestos y tener un color pardo claro. El análisis al microscopio óptico reveló que gran parte del mismo estuvo compuesto por restos de organismos del zoo y fitoplancton así como, también, del perifiton y de aglomerados de materia orgánica sin estructura reconocible. También se encontraron restos de tejidos de macrófitas en los que generalmente las células se hallaban vacías. Las partículas inorgánicas fueron en su mayoría clastos de arena fina (máximo 100-250 μm de diámetro) y, en menor proporción, partículas ferrosas oscuras y arcillas (Fig. 1)

El contenido de materia orgánica fue mayor en los sitios J que en los sitios AL. En JP y JC los limos y las arcillas predominaron sobre el componente arenoso (JP: 95% JC: 85%). En contraposición, la cantidad de clastos arenosos y partículas ferrosas fue mayor en ALr (arena: 75%) seguido de ALe (60%) (Fig. 1). Esta composición diferente se reflejó en los valores de densidad media del sedimento (JP: 150; JC: 171; ALe: 528; ALr: 973; en mg de peso seco/ cm^3) y en los contenidos promedio de materia orgánica e inorgánica de cada sitio (Fig. 2, gráficos *box plots*)

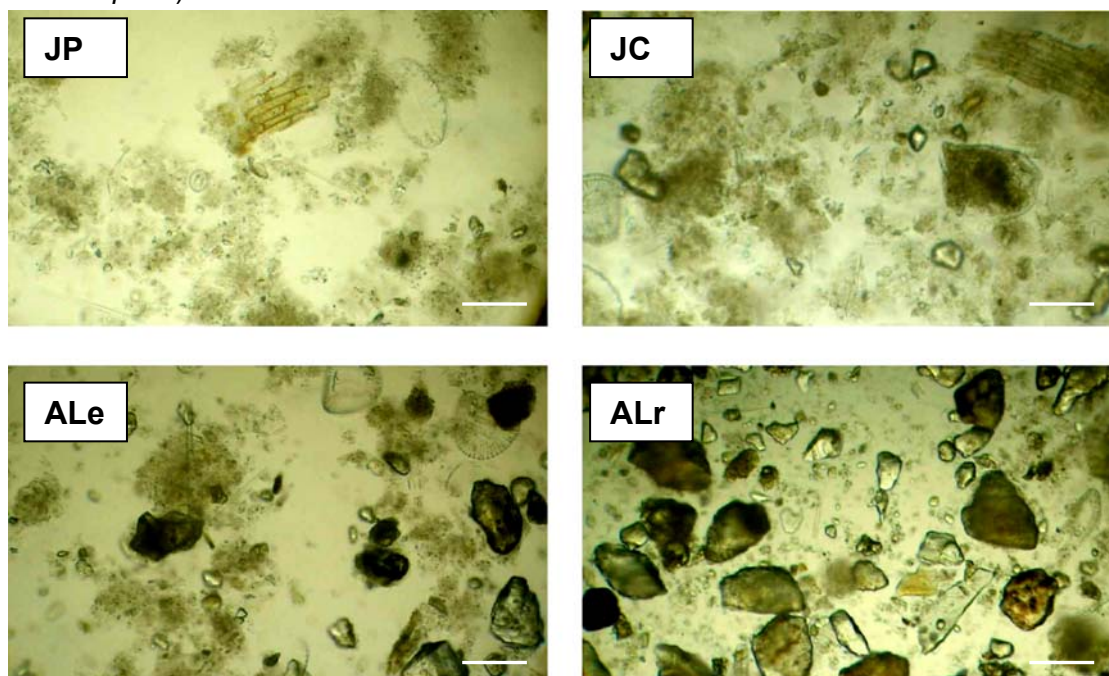


Fig. 1. Aspecto de los sedimentos de los diferentes sitios. Fotos tomadas con microscopio óptico a 200x. Escala 100 μm . Detalles de las características y composición de los sedimentos en el texto.

La materia orgánica varió entre 324 mg/g peso seco de sedimento (JC, julio) y 28 mg/g peso seco de sedimento (ALr, febrero). En los junciales, las concentraciones se mantuvieron en

un rango entre 217 - 324 mg / g peso seco sedimento disminuyendo levemente en la primavera y el verano. En ALr, en cambio, los valores tendieron a disminuir durante todo el período y en ALe fueron sumamente variables (Fig. 2, gráficos inferiores de superficies). Debido al cálculo, las variaciones de la materia inorgánica fueron consecuentemente inversas a las mencionadas para la materia orgánica (Fig. 2, gráficos inferiores de superficies).

Las diferencias de la materia orgánica entre los sitios resultaron significativas ($p < 0,05$) cuando fueron evaluadas a través de un *test* no paramétrico de Kruskal Wallis (Tabla 1). Las sumas de rangos de la prueba presentaron los mismos gradientes de concentración (JC>JP>ALe>ALr) que los gráficos de la Fig. 2.

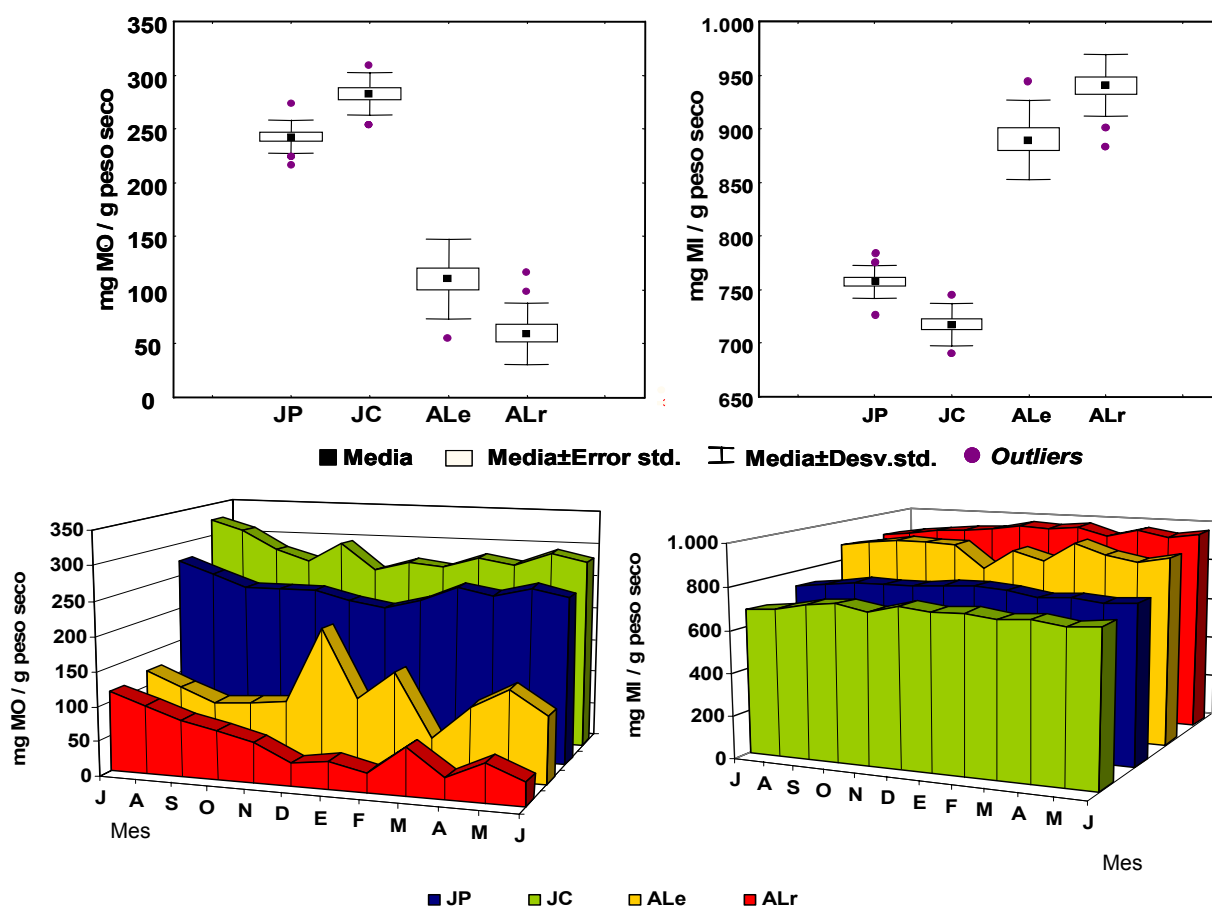


Fig. 2. Materia orgánica (MO) e inorgánica (MI) en sedimentos (mg / g peso seco de sedimento). *Arriba:* Gráficos box plots presentando la media, el error y desvío estándar y los outliers. *Abajo:* Gráficos de superficies con concentraciones en todos los sitios y fechas

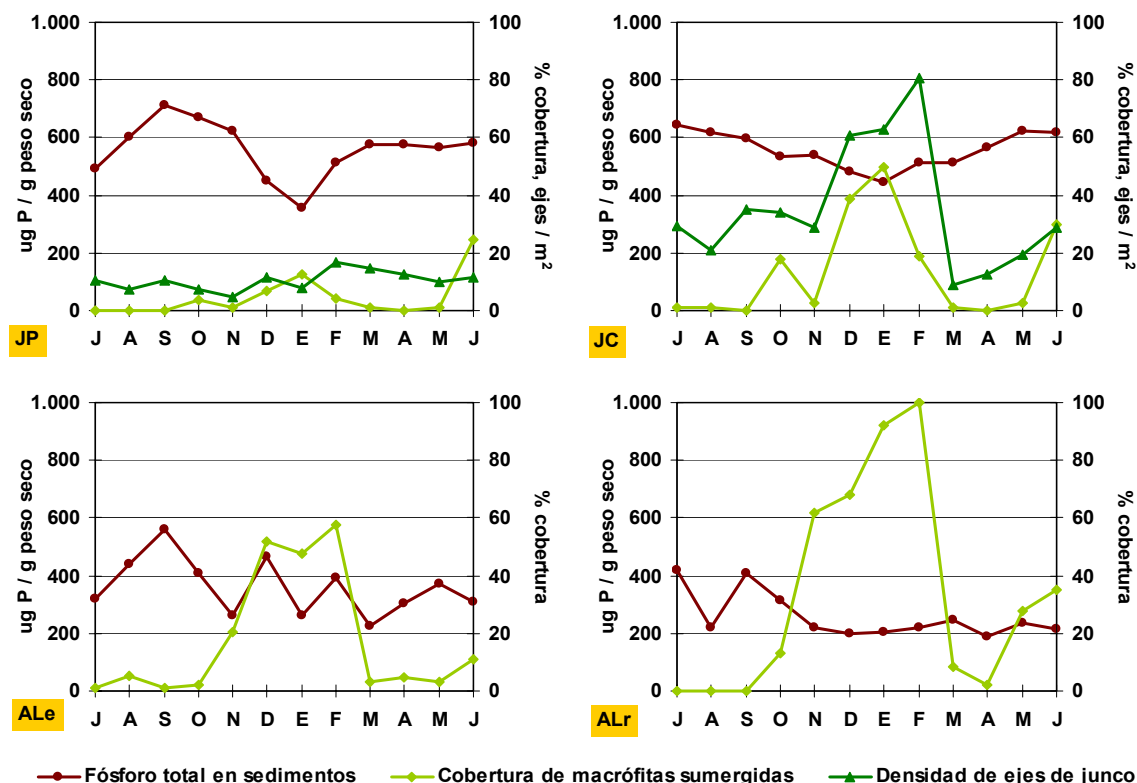
El mayor contenido orgánico en los sitios J se relacionó con valores de fósforo total más elevados en concentraciones generalmente por encima de 500 $\mu\text{g P}$ / g peso seco de sedimento (Fig. 3). Incluso, las variaciones del nutriente en cada sitio tuvieron características similares a las mencionadas para la materia orgánica (disminución de valores en el verano en los juncles, tendencia a la disminución a lo largo de todo el período en ALr y una distribución variable en ALe). El valor máximo registrado fue 712 $\mu\text{g P}$ / g peso seco de sedimento (septiembre, JP) y el mínimo 186 $\mu\text{g P}$ / g peso seco de sedimento (abril, ALr) (Fig. 3).

Estas diferencias en el contenido de fósforo total también resultaron significativas ($p < 0,05$) al ser evaluadas con un test ANOVA de una vía (Tabla 2). Los test *post-hoc* (prueba de Bonferroni) indicaron diferencias marcadas entre los sitios J y los AL ($p = 0,00$), pero también entre ALe y ALr ($p = 0,031$).

La materia orgánica y el fósforo total resultaron fuertemente relacionados en un análisis de regresión (Tabla 3). El coeficiente de determinación (r^2) indicó que el 75% de la variación de los datos del fósforo total quedó explicada por la regresión, señalando entonces la relación lineal entre estas variables.

La disminución de materia orgánica y fósforo total registrada principalmente en la primavera y el verano, así como también su posterior aumento en los sitios más profundos J y ALe a partir de marzo, llevó a considerar la relación entre estas dinámicas y aquellas de las macrófitas sumergidas y emergentes. En la Figura 3 se muestra que, en general, el desarrollo de las plantas coincidió con la disminución del fósforo total y que, en forma inversa, la retracción de las poblaciones vegetales en marzo estuvo relacionada con un aumento del mismo. Variaciones similares también se pudieron extrapolar en relación a la concentración de materia orgánica en los sedimentos, especialmente en los sitios J y en ALr.

Coefficientes de correlación de Spearman negativos y significativos se obtuvieron al comparar los valores del fósforo total y de materia orgánica en los sedimentos con la cobertura de macrófitas sumergidas ($r_s = -0,48$ y $-0,37$, respectivamente; $p < 0,05$).



El crecimiento de las macrófitas sumergidas se relacionaría también con la disponibilidad de luz sobre los sedimentos en dos formas opuestas. En principio, el efecto de las plantas sobre el fitoplancton, por los mecanismos ya mencionados en otros apartados, podría haber impulsado el mejoramiento de las condiciones de luz en la columna de agua; por otro lado, los elevados porcentajes de cobertura de las plantas habrían podido ejercer un efecto de sombreado en la columna por debajo del dosel de hojas.

El primer efecto se relacionó con el aumento de la profundidad de la zona eufótica, Z_{eu} (Fig. 4). Valores de esta variable mayores a la profundidad observada indicaron que por lo menos el 1% o más de la luz incidente alcanzaba los sedimentos. Así, en ambos juncales las condiciones lumínicas habrían sido desfavorables hasta noviembre. Sin embargo, a partir de diciembre, la zona eufótica se habría extendido hasta el fondo, registrándose este fenómeno hasta el final del período de estudio. En ALr, la disponibilidad de luz habría sido suficiente durante todas las ocasiones; en tanto que en ALe, las condiciones de luz habrían sido más variables, con un mejoramiento temporal en octubre y con luz de enero en adelante.

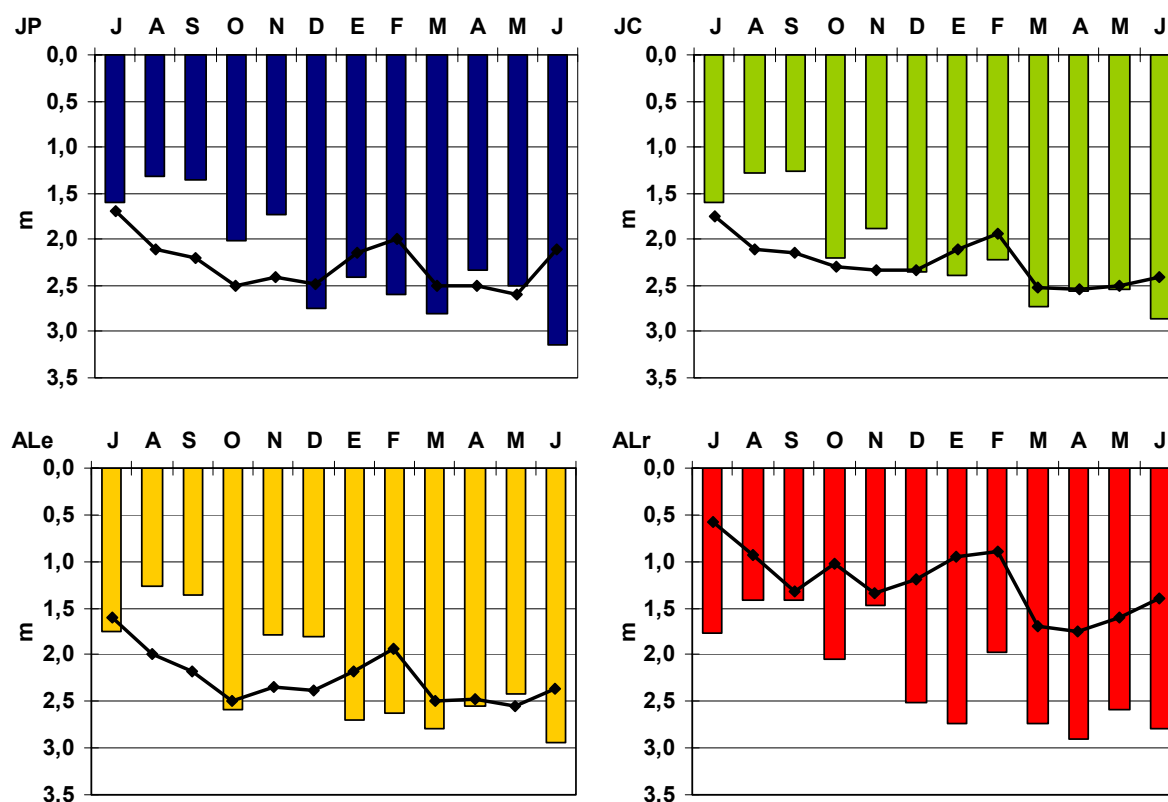


Fig. 4. Profundidad de la zona eufótica y Profundidad (m). Z_{eu} (columnas) y profundidad (línea negra) en todos los sitios de muestreo. Si $Z_{eu} > \text{profundidad} \Rightarrow 1\%$ o más de la luz incidente alcanzó los sedimentos. Eje de abscisas, todos los gráficos: letras iniciales de los meses de muestreo.

No obstante, cuando se calcularon los porcentajes de luz incidente a la profundidad de los sedimentos para cada fecha, según la ecuación de extinción exponencial de la luz, los valores fueron siempre inferiores al 1% en los sitios más profundos (Fig. 5). En ALr, en cambio, el valor máximo se registró en julio (19%), disminuyendo luego a valores entre 2 y 8 %. En

marzo, con el aumento de la altura hidrométrica, volvieron a disminuir a valores entre 0,7 y 1,8 % (Fig. 5).

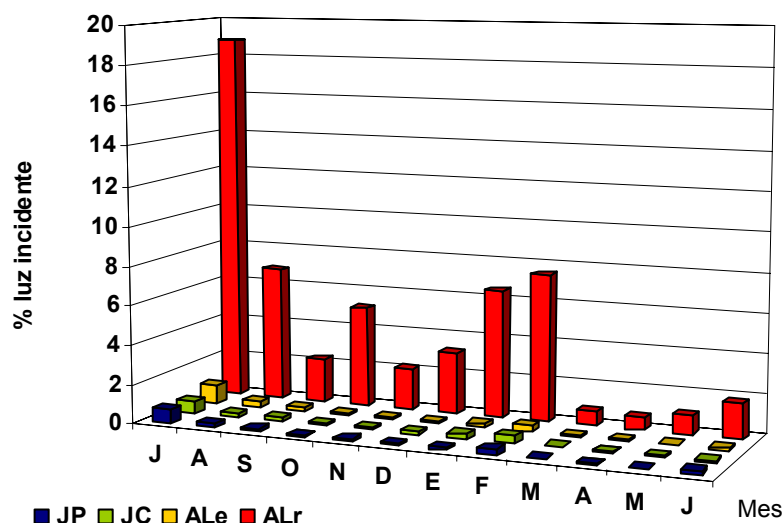


Fig. 5. Porcentaje de luz incidente (%). Valores en todos los sitios y fechas, según ecuación de extinción exponencial de la luz.

A pesar de los diferentes resultados obtenidos en cada caso, fue evidente que las condiciones de luz sobre los sedimentos si no fueron nulas, por lo menos fueron escasas en los sitios J y ALe. En ALr, en cambio, habría habido una disponibilidad de luz para la fotosíntesis algal durante todo el período de estudio. Especialmente en este último sitio se debería agregar el efecto de sombreado dado por los elevados porcentajes de cobertura de las macrófitas. En consecuencia, las ocasiones con condiciones de luz más favorables se habrían dado de julio a septiembre, e incluso octubre, si se toma en cuenta que el porcentaje de cobertura de las plantas en esa fecha sólo alcanzó un 13%.

Características generales de los ensambles algales del epipelon

De las 136 especies halladas en esta taxocenosis durante todo el período de estudio, la mayor parte de ellas fueron cianofitas y diatomeas y, en menor medida, clorofitas. Dentro del primer grupo se destacó por su riqueza el Orden Oscillatoriales, en tanto que en el segundo grupo fueron numerosas las especies de diatomeas pennales móviles (géneros *Nitzschia*, *Navicula* y *Craticula*). Las clorofitas estuvieron principalmente representadas por géneros unicelulares (*Monoraphidium*, *Oocystella* y *Cosmarium*) y especies del cenobio *Scenedesmus*. Tanto las euglenofitas como las xantofíceas y las criptofitas presentaron escasos representantes (Tabla 4).

En todos los sitios se encontraron individuos distribuidos en forma dispersa. En ningún momento se observó una organización multiestrato o la formación de plocon.

Si bien la comunidad fue fisonómicamente simple, internamente fue compleja dado el origen heterogéneo de las especies que la constituyeron. En este sentido se pudieron identificar taxa provenientes del plancton y del epifiton y los organismos propios del epipelon (Tabla 4).

Variación espacio-temporal de variables descriptoras de los ensambles epipéllicos

Los valores de las variables consideradas en este apartado y que incluyeron a todos los taxa hallados, independientemente de su origen, figuran en la Tabla 5.

Los valores mínimo y máximo de la **densidad total** para todo el período de estudio se registraron en julio, en los sitios ALr y JC ($1,138$ y $13,535 \times 10^6$ ind/cm², respectivamente, Fig. 6 b). En ALr la abundancia tuvo una dinámica particular, incrementándose marcadamente en agosto, alcanzando el máximo en diciembre ($10,416 \times 10^6$ ind/cm²) y disminuyendo en febrero. En contraste, en los juncales y en ALe, las densidades disminuyeron desde los valores máximos, registrados durante los primeros meses. Luego, en la fase clara, los valores se mantuvieron por debajo de $5,050 \times 10^6$ ind/cm² en JC (Fig. 6 b); en cambio, en JP y ALe se observó un patrón irregular y variable pero similar en ambos sitios (picos de mayores abundancias en diciembre, febrero y abril) (Fig. 6 a).

Este mismo patrón temporal variable observado en JP y ALe, también fue detectado con respecto a la **concentración de clorofila a activa** registrándose, generalmente, menores valores del pigmento en el primer lugar ($6 - 14,2$ µg cl a/cm² en JP; $9,2 - 15,9$ µg cl a/cm² en ALe). (Fig. 6 c). Durante el período turbio las concentraciones en estos sitios fueron relativamente elevadas ($10,3 - 14,4$ µg cl a/cm²). En JC, en cambio, se observaron bajos valores durante casi todo el período, presentándose el máximo en noviembre ($12,2$ µg cl a/cm²) (Fig. 6 d). En el sitio ALr, el patrón también fue similar al de la densidad total, con un bajo valor en julio (aunque el mínimo de 3 µg cl a/cm² se registró en junio) y los más elevados en diciembre y enero: $18,8 - 25,2$ µg cl a/cm². Durante el resto de los meses los valores se mantuvieron en un rango similar al registrado en ALe durante período claro (Fig. 6 d).

El patrón dado por las **concentraciones de feopigmentos** fue similar en todos los sitios (Fig. 6 e). El máximo ($41,5$ µg feopig./cm²) fue registrado en diciembre en JP y el mínimo ($0,7$ µg feopig./cm²) en ALr en julio. En forma similar, generalmente las concentraciones más elevadas y las menores fueron obtenidas en JP y ALr, respectivamente (Fig. 6 e). Valores relativamente bajos se hallaron en julio y agosto ($0,7 - 9,6$ µg feopig./cm²), a los que siguió un aumento primaveral marcado y mayores concentraciones durante el verano ($19,8 - 41,5$ µg feopig./cm²). De febrero en adelante, los valores se mantuvieron en el rango de $13,6$ a $26,7$ µg feopig./cm² hasta el final del período.

Las variaciones en relación a ambos tipos de pigmentos quedaron reflejadas en el **índice de pigmentos** (Fig. 6 f). Desde julio hasta enero en los juncales y ALe y hasta noviembre en ALr, los valores disminuyeron debido al aumento de los feopigmentos y la disminución de la clorofila *a* activa. En los primeros tres sitios, los porcentajes aumentaron ligeramente de febrero a mayo, a causa de la disminución de los feopigmentos, variando entre el 26 al 41% y finalmente disminuyeron en junio al 24 - 31%. En ALr, con excepción de los valores más elevados en diciembre y enero (47 - 56%), el índice varió en forma similar a los otros sitios (Fig. 6 f).

Los valores de **biovolumen total** y **biovolumen promedio por individuo** no presentaron un patrón comparable al de las otras variables (Fig. 6 g y h). Para describir sus variaciones se calcularon los promedios entre los cuatro valores pertenecientes a cada uno de los sitios en cada fecha (Fig. 6 g y h, líneas negras). Estas variables mostraron un aumento marcado en diciembre alcanzando, en ese mes, los máximos (Fig 6, g y h). A partir de enero en ambos casos, los valores fueron variables pero siempre mayores que aquellos del lapso julio-noviembre (Fig. 6 g y 6 h).

Una tendencia a la disminución durante los meses turbios y hasta noviembre también pudo observarse en el caso de la **riqueza específica** en todos los sitios, así como una tendencia pos-terior al aumento desde ese mes en adelante, en especial en los sitios AL y en JC (Fig.7 a). El primer fenómeno estuvo relacionado con disminuciones en el número promedio de cianofitas y clorofitas (promedio entre los cuatro sitios). En cambio, el segundo, estuvo asociado al aumento gradual del promedio de especies de diatomeas durante todo el período sumado al incremento posterior de la riqueza de cianofitas en el período claro (Fig. 7 b).

Relacionado con el aumento de la riqueza específica, a partir de diciembre también se observó un incremento en los valores del **índice de Shannon-Wiener (H')**, especialmente en los juncales (Figs. 7 c). Variaciones similares se registraron en ALr pero desde octubre. Generalmente, los índices H' estimados fueron elevados durante todo el período rondando los 2,3 a 3 bits/ind. Los **índices J' de equitabilidad** variaron en forma similar a los H', hallándose valores entre 0,59 y 0,8.

Las diferencias espaciales entre los sitios de muestreo con respecto a las variables riqueza específica, densidad total, biovolumen total, clorofila *a* activa, feopigmentos e índice de diversidad de Shannon-Wiener se evaluaron a través de análisis ANOVA de una vía. Los tests resultaron no significativos ($p > 0,05$) con respecto a la mayor parte de las variables, a excepción de la riqueza específica total y la concentración de clorofila *a* activa ($p < 0,05$) (Tabla 6 a). El test *post-hoc* LSD de Fisher realizado en el ANOVA de la riqueza específica total

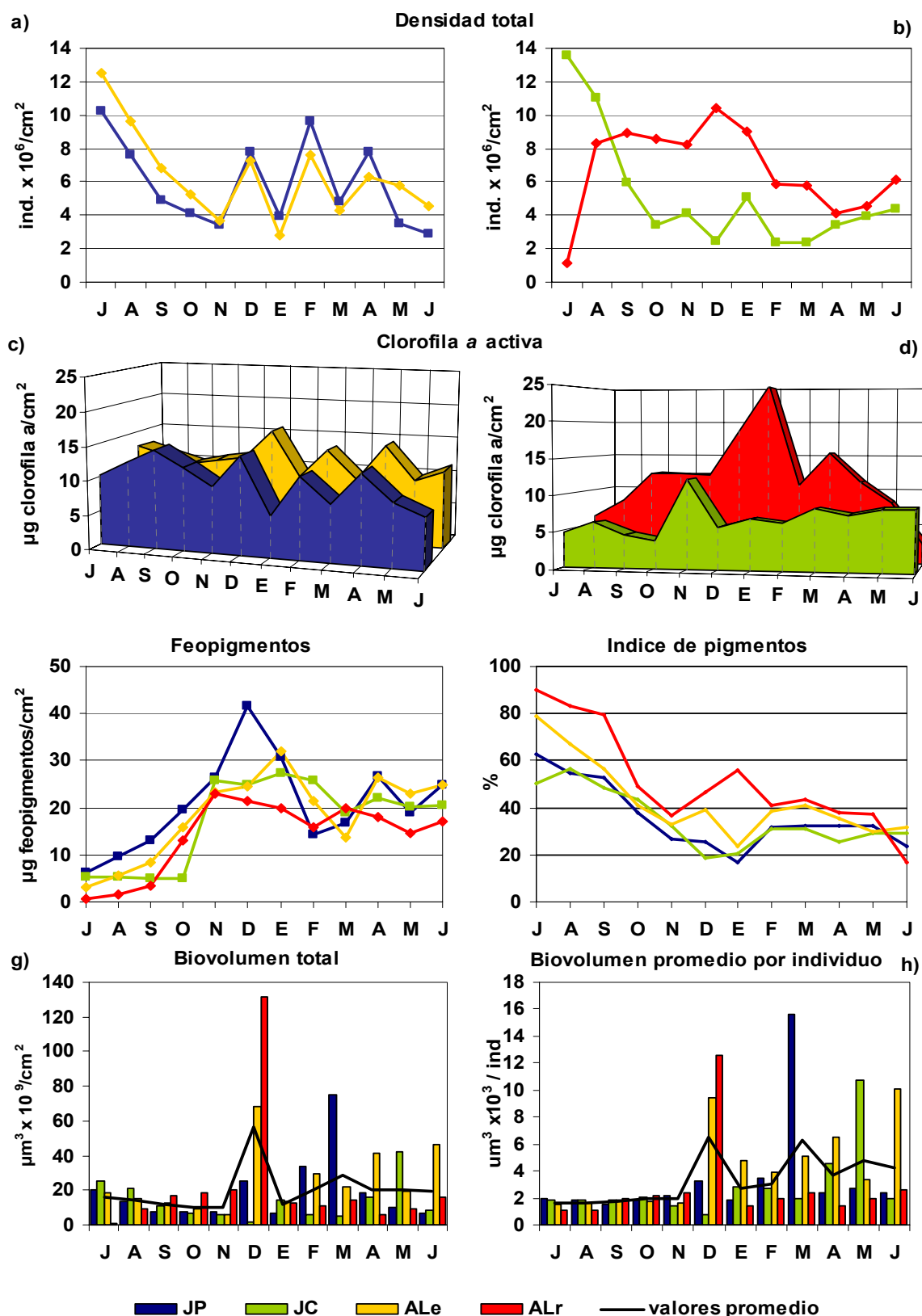


Fig. 6. Variables descriptivas del epipelón a) y b) Densidad total (ind. $\times 10^6/\text{cm}^2$); c) y d) Concentración de clorofila a activa ($\mu\text{g cl a}/\text{cm}^2$); e) Concentración de feopigmentos ($\mu\text{g feopig.}/\text{cm}^2$); f) Índice de pigmentos (%); g) Biovolumen total ($\mu\text{m}^3 \times 10^9/\text{cm}^2$); h) Biovolumen promedio por individuo ($\mu\text{m}^3 \times 10^3/\text{ind}$). Valores en todos los sitios y fechas de muestreo. Línea negra, gráficos g) y h): promedios entre los valores de todos los sitios, en todas las fechas. Para mostrar la similitud de patrones registrados con respecto a las variables densidad total y clorofila a activa, los sitios JP y ALe, y, los sitios JC y ALr, se representan juntos en este caso, (gráficos a y c - b y d), respectivamente. Eje de abscisas: letras iniciales meses de muestreo.

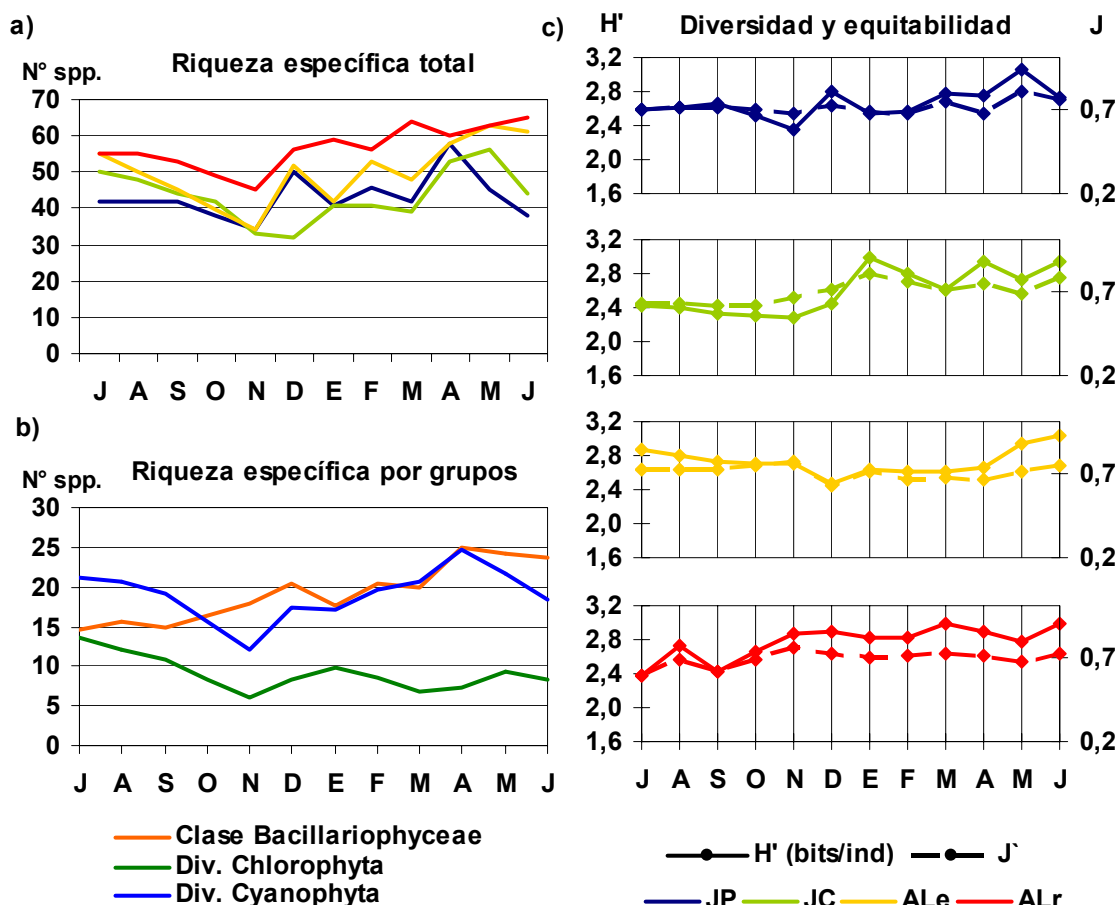


Fig. 7. Riqueza específica (número de especies). a) total y b) por grupos taxonómicos, c) índice de diversidad de Shannon-Wiener (bits/ind) e índice asociado de equitabilidad. *Riqueza específica por grupos*: promedio de las riquezas de cada grupo entre los cuatro sitios de muestreo. Eje de abscisas, todos los gráficos: letras iniciales de los meses de muestreo.

señaló que las medias de los sitios ALe y ALr eran significativamente diferentes entre sí y con respecto a los juncuales; en tanto que los tests de Bonferroni y Tukey indicaron que sólo la media de ALr con respecto a los juncuales era estadísticamente diferente. En el ANOVA de la variable clorofila *a* activa, la prueba LSD Fisher indicó que la media del sitio JC era significativamente diferente de las otras tres, mientras que los tests de Bonferroni y Tukey segregaron a la media de JC de aquellas de los sitios AL. (Tabla 6 b). En forma resumida y tomando en cuenta los resultados de los test de Bonferroni y Tukey, podría señalarse que el sitio JC se caracterizó por menores valores de riqueza específica y concentraciones de clorofila *a* y el punto ALr por mayores valores de ambas variables.

Las posibles diferencias en las variables descriptoras del epipelon dadas en relación a las fases contrastantes de la laguna se evaluaron a través de análisis ANOSIM (Tabla 7) que incluyeron a las variables densidad total, clorofila *a* activa, biovolumen promedio por individuo y riqueza específica total. En el ANOSIM 1 se tomaron en cuenta todas las muestras, en tanto que en el ANOSIM 2 se excluyeron a los valores de octubre y noviembre, con el objetivo de poder comparar los resultados con aquellos de los apartados precedentes. Ambos resultados

fueron débilmente significativos (R globales: 0,153 y 0,235, respectivamente) denotando escasas diferencias entre ambos grupos de muestras. El R global del ANOSIM 2, sin embargo, fue más elevado que el del 1, indicando que la inclusión de los meses de transición en el análisis ANOSIM 1 genera que las diferencias sean menores entre los grupos de datos de la fase clara y la turbia, tal como se había verificado para el epifiton en las secciones a mayor profundidad.

Las diferencias entre los 3 períodos (1: julio-septiembre; 2: diciembre-febrero; 3: marzo-mayo) también se examinaron a través de un análisis ANOSIM (ANOSIM 3, Tabla 7). En este caso se excluyeron las muestras de octubre, noviembre y junio. El coeficiente R global resultó débilmente significativo (R global: 0,238) en virtud de las diferencias también pobremente significativas entre los pares de períodos 1-2 y 1-3. El R parcial entre el par 2-3 no resultó significativo.

La ordenación de las muestras en un MDS (Fig. 8) no mostró diferencias entre grupos de muestras de los distintos sitios, fases y períodos que fueron contrastados.

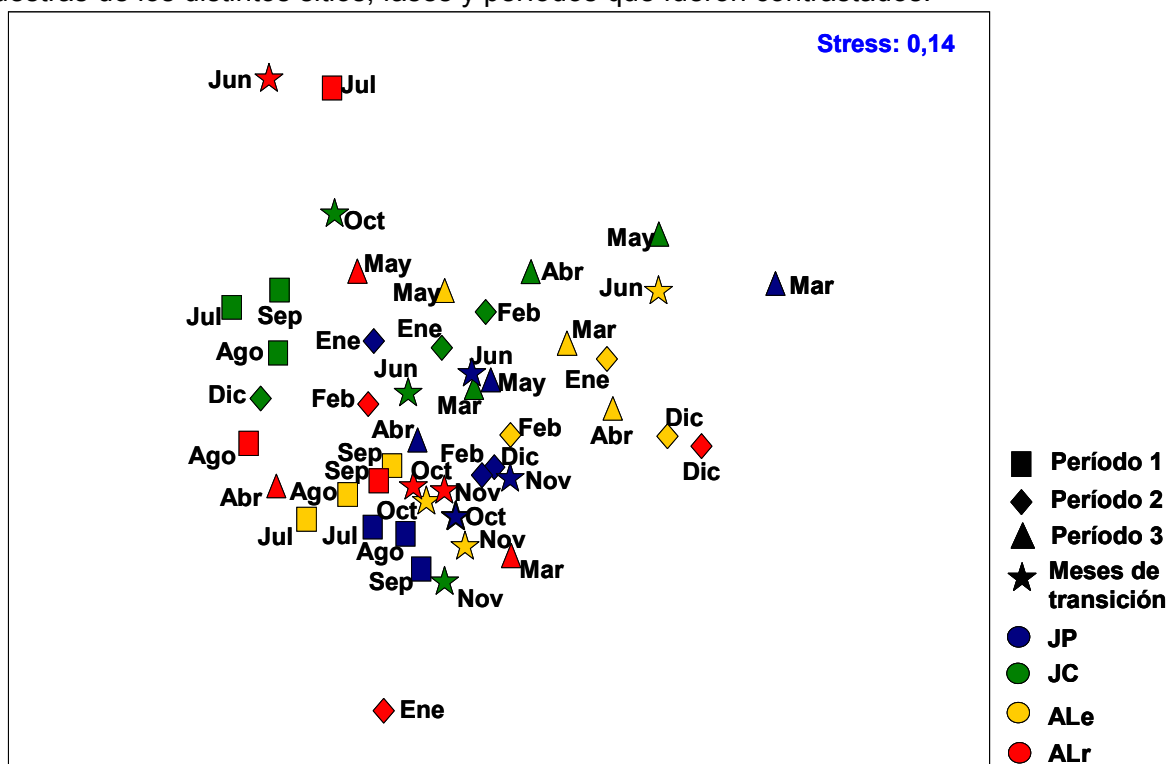


Fig. 8. Análisis MDS. Ordenación de las muestras del epipelon en función de algunas de las variables descriptoras. Stress= medida de la bondad de ajuste de la ordenación representada en el gráfico al orden de rangos dados por las disimilitudes entre muestras. Período 1: julio-septiembre, Período 2: diciembre-febrero; Período 3: marzo-mayo, Meses de transición: octubre y noviembre.

La escasa coincidencia de los patrones temporales de las variables descriptoras con las fases y períodos dados en la laguna también pudo ser observada a través de correlaciones no paramétricas de Spearman con las variables ambientales más importantes (Tabla 8). Los feopigmentos y la diversidad fueron las que más coeficientes significativos obtuvieron, siendo

más elevados con respecto a la transparencia en el primer caso y a la conductividad en el segundo. El resto de las variables presentaron correlaciones significativas débiles. En especial, se destaca las correlaciones negativa y positiva de la densidad con la transparencia y la conductividad respectivamente. Esto resultó a partir de los mayores valores de esta variable en momentos de aguas turbias con una conductividad mayor y menores en las condiciones de aguas claras y conductividades más bajas. Por otro lado, el fósforo total en sedimentos sólo se relacionó significativamente con la diversidad, aunque débilmente ($r_s = -0,41$).

Estas relaciones se volvieron a evaluar a través de correlaciones con los *scores* pertenecientes a los ejes 1 y 2 de un Análisis de Componentes Principales (ACP, Tabla 9). En este análisis se incluyeron variables ambientales de las cuales la conductividad, la transparencia y la concentración de clorofila *a* activa fitoplanctónica contribuyeron con una mayor variabilidad sobre el eje 1 (45,7% var. expl.). Por otro lado, la temperatura y el volumen ocupado por macrófitas sumergidas tuvieron mayores aportes en el eje 2 (23,6 % var. expl.). El fósforo total del agua aportó variabilidad a los dos ejes en forma similar. Así, el primer eje representó fundamentalmente las variaciones desde condiciones más turbias y con mayores conductividades hasta otras más claras y de menor concentración de sales. El eje 2, en tanto, representó las variaciones dadas por la temperatura y el crecimiento de las macrófitas sumergidas. Dado que los *scores* de los ejes no tuvieron una distribución normal, las comparaciones con las variables descriptoras del epipelon se realizaron a través de correlaciones de Spearman (Tabla 8). Se obtuvieron coeficientes significativos entre el eje 1 y la densidad total, los feopigmentos y la diversidad, aunque sólo en el caso de las últimas dos variables la correlación fue moderadamente elevada. Con respecto al eje 2, ninguno de los coeficientes resultó significativo.

La información gráfica y estadística obtenida puso de manifiesto las débiles tendencias en la dinámica de las variables descriptoras del epipelon especialmente en el sentido temporal. Esto contrastó con los patrones observados en el caso del fitoplancton y del fitoperifiton sobre junco (apartados anteriores). En el análisis del epipelon, sin embargo, es necesario considerar que los ensambles se hallan compuestos también por organismos provenientes de otras comunidades que, por sedimentación, llegan al fondo. Al analizar los patrones de las variables descriptoras en conjunto debe tenerse en cuenta que cada fracción presenta una dinámica temporal particular generada en sus ensambles de origen, que se funde en los sedimentos con las de los otras taxocenosis. Esto llevó a la evaluación de los datos considerando al origen de cada una de las especies, conformando entonces tres fracciones principales: epipélica, planctónica y epifítica.

Variación espacio-temporal de los aportes desde otras comunidades y de las algas propias del epipelon

La discriminación de los orígenes de las diferentes especies (Tabla 4) se realizó considerando la morfología del talo, la presencia de formas de resistencia, la abundancia y la dinámica temporal de cada taxón presente en las diferentes comunidades y el estado fisiológico observado en las muestras de sedimento. También se tomaron en cuenta datos bibliográficos acerca de las especies y sus hábitats. En el caso de varias diatomeas, la confirmación de que los organismos hallados en el epifiton y el epipelon pertenecían a las mismas especies se realizó a través de la observación de muestras de ambas taxocenosis y de varias fechas al microscopio electrónico de barrido (MEB).

En los **sitios J**, el mayor aporte de las **densidades de cada fracción** a la densidad total provino del fitoplancton, con porcentajes que fueron cercanos o superaron el 50% en todas las fechas (Fig. 9). Las contribuciones del epipelon estuvieron entre el 20 y 30% en JC y entre el 21-46% en JP, destacándose los aumentos de densidad de los organismos bénticos en diciembre, febrero y abril en este último sitio. El aporte del epifiton fue escaso durante los primeros cuatro meses (5-10%) y mayor en el resto del período (9-18%).

En los **sitios AL**, la participación del epipelon superó el 40% en varias ocasiones (Fig. 9). A diferencia de los juncuales, en estos sitios se observó la mayor proporción de algas netamente epipélicas durante julio. El fenómeno fue más marcado en ALr donde comprendió el 75% de la densidad total. Durante el resto de la fase turbia, las contribuciones del fitoplancton fueron mayores al 40%. En ALe, se observaron a continuación, tendencias similares a las halladas en JP, en particular los aumentos de las especies propias del epipelon en febrero y abril, ya señalados en este último sitio. En ALr, en cambio, se registró un aumento de los organismos bénticos en octubre y noviembre y un incremento posterior de la fracción fitoplanctónica en diciembre y enero. A partir de febrero los organismos epipélicos fueron dominantes con densidades similares a lo largo del resto del período, en tanto que las contribuciones del fitoplancton disminuyeron gradualmente. El epifiton tuvo mayores aportes durante el verano especialmente en ALr, disminuyendo a partir de marzo.

Para evaluar las diferencias entre los aportes de cada fracción en cada sitio se realizaron dos análisis ANOVA con los datos de densidad. En un primer análisis se tomaron las porciones epipélica y planctónica y se calculó un ANOVA de dos vías (origen y sitio) con repeticiones (12 medidas de diferentes fechas) (Tabla 10). La fracción epifítica no pudo ser utilizada en este *test* dado que las pruebas de homogeneidad de varianzas (*test* de Cochran - Barlett y *test* de Levene) de esta porción y la de homogeneidad de covarianzas (Box M *test*) del análisis ANOVA que incluyó a las tres fracciones, fueron significativas. En consecuencia, se debió

realizar un análisis ANOVA no paramétrico con repeticiones (ANOVA de Friedman) para la fracción epifítica por separado (Tabla 11).

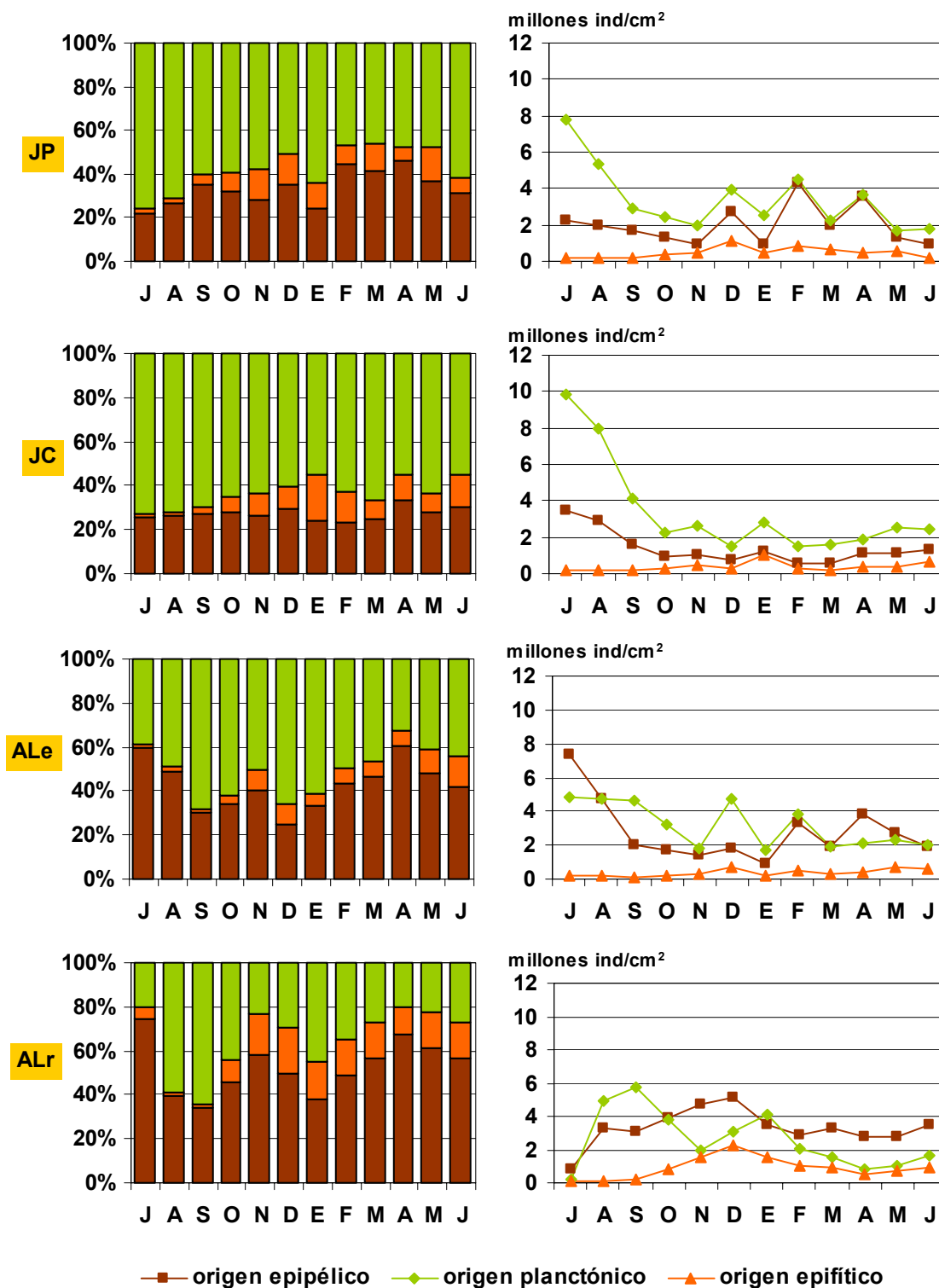


Fig. 9. Densidad de individuos provenientes del plancton, epifiton y propios del epipelon (millones de individuos /cm²; gráficos a la derecha) y sus aportes porcentuales con respecto a la densidad total (%; gráficos a la izquierda). Colores: marrón=taxa propios del epipelon; naranja=taxa provenientes del epifiton; verde: taxa provenientes del plancton. Eje de abscisas, todos los gráficos: letras iniciales de los meses de muestreo.

En el ANOVA paramétrico los efectos “origen” y la interacción “sitio x origen” resultaron significativos ($p < 0,05$). Tal como se había verificado en el ANOVA de una vía con la densidad total (Tabla 6 a), el efecto “sitio” no fue significativo. Las diferencias entre los aportes desde las diferentes comunidades estuvieron dadas por la media más elevada del plancton que aquella del epipelon. El efecto “origen x sitio” fue fundamentalmente significativo dadas las medias más elevadas de la densidad de la porción epipélica en los sitios AL, que en los J y la menor media de la porción fitoplanctónica en el sitio ALr que en el resto de los puntos de muestreo (Gráficos de MCM junto a Tabla 10). Los *test post-hoc* calculados para el efecto “origen x sitio” señalaron los mismos resultados observados en los gráficos MCM reseñados y por lo tanto no se muestran.

Los diferencias significativas obtenidas con respecto al efecto “sitio x origen” llevaron a considerar los resultados de los análisis univariantes ANOVA tomando al “sitio” como factor. La densidad epipélica resultó significativa con respecto a los sitios, a diferencia de la fracción planctónica (Tabla 10). Ello indicó que las diferencias halladas para el efecto “sitio x origen” se debían esencialmente a las diferencias en las porciones epipélicas entre los juncales y los sitios AL.

El *test* ANOVA de Friedman, por otro lado, resultó significativo ($p < 0,05$) señalando una mayor suma de rangos con respecto a la densidad del epifiton en ALr (Tabla 11).

Las relaciones de cada una de las fracciones con las variables ambientales se analizaron a través de correlaciones de Spearman entre las densidades de cada porción con los *scores* de los ejes 1 y 2 obtenidos para cada muestra en el análisis ACP de la Tabla 9. Las correlaciones entre las densidades de las porciones planctónica y epifítica con los *scores* del primer eje fueron medianamente elevadas y significativas ($-0,57$ y $0,50$; $p < 0,05$. Tabla 12). Es decir, se halló una relación moderada entre estas dos fracciones y las fases de la laguna. Con la fracción epipélica, sin embargo, no se obtuvieron correlaciones significativas. Estas correspondencias también fueron corroboradas por las correlaciones no paramétricas de Spearman con variables ambientales seleccionadas. Las fracciones planctónica y epifítica obtuvieron varios r_s significativos en tanto que la porción epipélica sólo estuvo moderadamente correlacionada con el fósforo total en sedimentos (Tabla 12).

Los patrones con respecto a las diferentes fracciones componentes del epipelon, se observaron más claramente al analizar la abundancia y aportes de las especies que representaron el 5% o más de la densidad total de cada fracción en, por lo menos, una fecha o sitio (Figs. 10, 11 y 12).

La fracción epipélica estuvo compuesta, en la mayoría de las fechas y sitios, por *Heteroleibleinia pusilla*, *Jaaginema metaphyticum*, *Planktolynghya* aff. *undulata*, *Navicula veneta* y *Fragilaria construens* fo. *subsalina* (esta última especialmente abundante en los sitios AL). Además, *Xenococcus* aff. *minimus* y *Cosmarium phaseolus* var. *minus* también fueron

numéricamente importantes en los juncuales. (Fig. 10). *H. pusilla* y *J. metaphyticum* tuvieron aportes variables, mayores en la fase turbia (julio a septiembre) en JC y ALe hacia el segundo período de la fase clara (período 3, febrero a mayo) en JP y ALe, y durante el primer período de la fase clara (noviembre-febrero) en ALr. *Planktolyngbya* aff. *undulata* tuvo mayores abundancias durante la fase turbia y meses transicionales (octubre o noviembre incluido) y a partir de marzo, disminuyendo en todos los sitios hacia el verano. La diatomea arrafidal alcanzó mayor relevancia en ALr en momentos relacionados con perturbaciones y meses posteriores: octubre-diciembre y marzo-junio. *Navicula veneta* contribuyó en mayor medida en los juncuales, especialmente durante noviembre y diciembre; sin embargo sus aportes más elevados se observaron en ALr en julio y marzo. Algunas diferencias desde la fase turbia a la clara fueron detectadas con respecto a varios taxa subdominantes. Durante la fase turbia tuvieron mayores contribuciones *Oscillatoria janus*, (JP y ALe), *Pseudoanabaena catenata*, *Coelosphaerium punctiferum* (JP y JC) y *Phormidium chalybeum* (ALe). Los aportes de otros taxa estuvieron relacionados con la aparición y desarrollo de las macrófitas sumergidas. Por ejemplo, *F. construens* fo. *subsalina* tuvo mayores contribuciones durante el período octubre-febrero en los juncuales y en ALe; y *Cosmarium phaseolus* var. *minus* contribuyó en mayor proporción a la densidad total desde noviembre en adelante (Fig. 10). Cabe destacar que en la mayoría de las muestras en JP, JC y ALr y en la totalidad de las de ALe, las cianofitas oscilatorias representaron más del 60% de la densidad, mostrando a lo largo de todo el período una elevada riqueza de especies (21 taxa).

De las provenientes del fitoplancton (Fig. 11), se destacaron *Aphanocapsa holsatica* y *Planktolyngbya minor*. Ambas especies tuvieron mayores aportes durante la fase turbia, manteniéndose sus abundancias a lo largo de todo el período de aguas claras. En particular, la densidad de *P. minor* fue regularmente constante a lo largo del tiempo con valores entre $1-2 \times 10^6$ de individuos por cm^2 , disminuyendo sólo al final del estudio. La densidad de *A. holsatica* fue menos regular, prácticamente desapareciendo en octubre y noviembre, siguiendo el patrón de variación observado en el fitoplancton. *Oocystella parva* y *Planktolyngbya microspira*, al igual que *P. minor*, tuvieron una mayor contribución en la fase turbia, observándose una menor densidad y una presencia constante de ejemplares en los sedimentos durante la fase clara. *Tetraedron minimum*, en cambio, tuvo menores densidades durante la fase turbia y aumentó, en especial en los juncuales, hacia la fase clara. Ello fue más evidente en los gráficos porcentuales de ALe y JP. En forma similar a la fracción epipélica, los porcentajes representados por las cianofitas fueron superiores al 50% con excepción de mayo en JP. Dejando a un lado los aportes de *A. holsatica*, el resto de los aportes de cianofitas estuvieron dados por las oscilatorias las cuales siempre superaron el 25% de aportes en todas las fechas y sitios.

La fracción epifítica (Fig. 12) se caracterizó por presentar una composición taxonómica marcadamente estable y con relativamente escasas variaciones en las contribuciones de cada especie a la densidad total de la fracción. La mayor parte de los aportes correspondieron a diatomeas. Entre ellas, el *Complejo G.p.-G.g.*, *Cyclotella meneghiniana*, *Nitzschia amphibia*, y *Amphora veneta* fueron algunos de los taxa más abundantes. El *Complejo Gp.-G.g.* tuvo mayores densidades a partir de octubre o noviembre en adelante, es decir durante la fase clara. *Cyclotella meneghiniana* alcanzó densidades más elevadas a partir de octubre, especialmente en ALr (máximo: 921.200 ind/cm²) pero su contribución constante fue registrada a lo largo de todo el período. Especies características de los ensambles epifíticos de la fase clara como *N. amphibia*, *Rhopalodia gibba*, *Rh. operculata* y *Ulnaria* spp. también estuvieron presentes a lo largo de todo el período, con mayores densidades en la fase clara.

Las diferencias dadas por la abundancia de las especies de cada fracción respecto de los sitios, fases y períodos contrastantes en la laguna se evaluaron a través de *tests* ANOSIM.

Los análisis realizados para discriminar diferencias entre los sitios (ANOSIM 4, 5 y 6. Tabla 7) fueron escasamente significativos con respecto a todas las fracciones, por lo que se consideró que no existieron diferencias entre sitios en ningún caso. En el análisis correspondiente a la fracción de algas propiamente epipélicas el coeficiente R fue más elevado dado por una tendencia débil a la diferenciación entre las muestras de los sitios J y sitios AL. Entre los pares JP-JC y ALe-ALr los R pareados no resultaron significativos, pero los estadísticos entre los sitios J y ALr fueron más elevados señalando diferencias moderadamente marcadas entre estos sitios.

Con la densidad de las especies provenientes tanto del fitoplancton como del epifiton también pudo discriminarse una tendencia a la separación de asociaciones de taxa de las fases clara y turbia (R globales moderadamente significativos, ANOSIMs 7 y 8. Tabla 7). Dicha tendencia fue más acentuada en el caso de la porción epífita que de la fracción planctónica. Con respecto al epipelon propiamente dicho, dadas las escasas variaciones temporales que se observaron en los análisis anteriores, se realizaron diferentes pruebas. En principio, se evaluaron las diferencias entre fases en una prueba incluyendo a todas las muestras y en otra excluyendo a las de octubre y noviembre (ANOSIM 9 y 10. Tabla 7). Los coeficientes R global fueron pequeños, pero el del ANOSIM 10 fue ligeramente más elevado y débilmente significativo. Por lo tanto la exclusión de las muestras de los meses transicionales diferenció aunque en forma muy débil ambos grupos. Dadas las elevadas densidades de las especies epipélicas en julio y dado que ello podía redundar en las escasas diferencias entre el período turbio y claro, se volvió a calcular un *test* ANOSIM sin las muestras de ese mes (ANOSIM 11. Tabla 7). El coeficiente R no significativo indicó efectivamente que después de julio las fracciones epipélicas fueron similares.

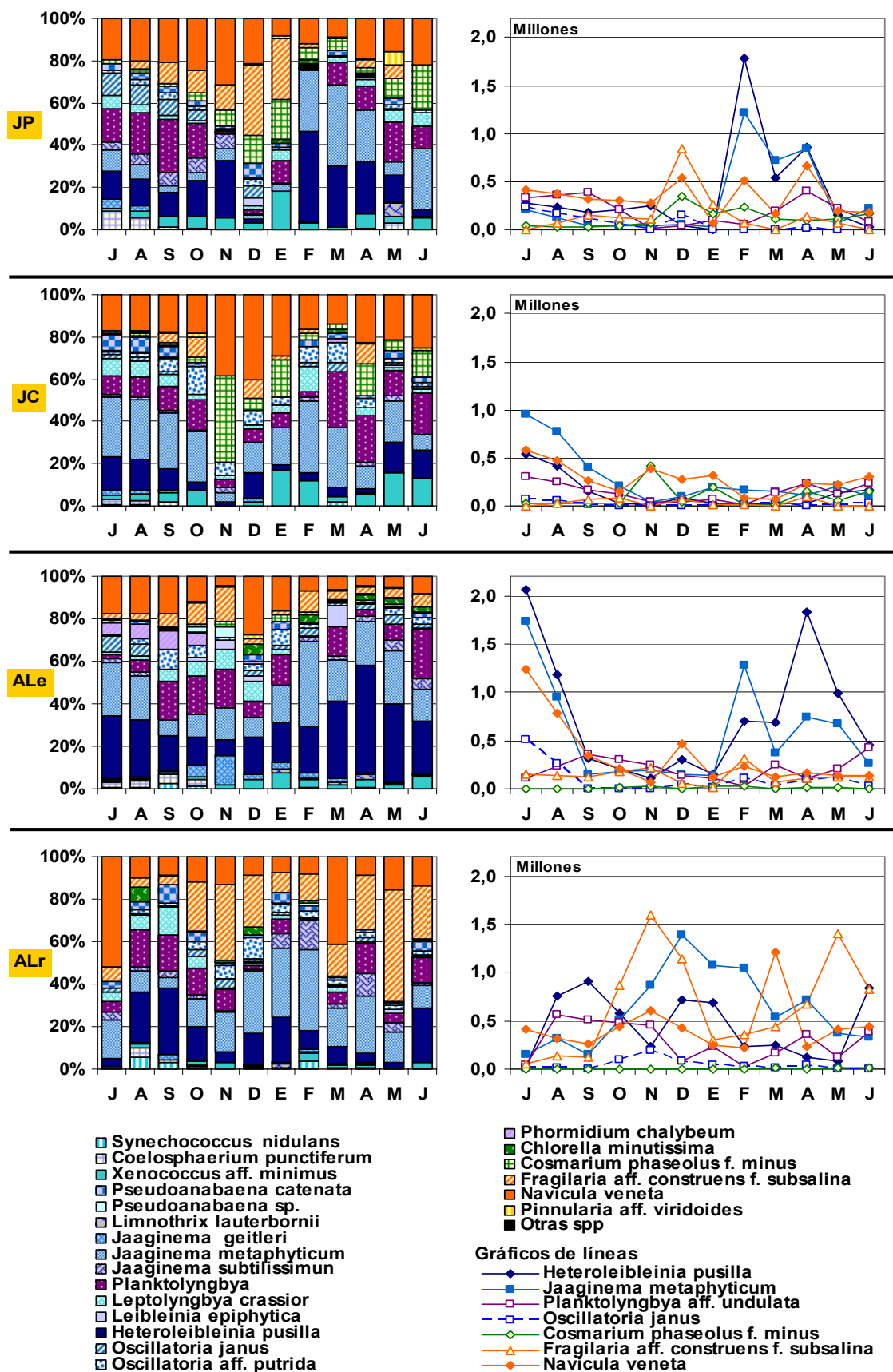


Fig. 10. Densidad de los taxa epipélcos más abundantes (millones de individuos/cm², gráficos de líneas) y aporte porcentual a la densidad total de la fracción epipélca (% , gráficos de columnas 100% apilada). Eje de abscisas, todos los gráficos: letras iniciales de los meses de muestreo.

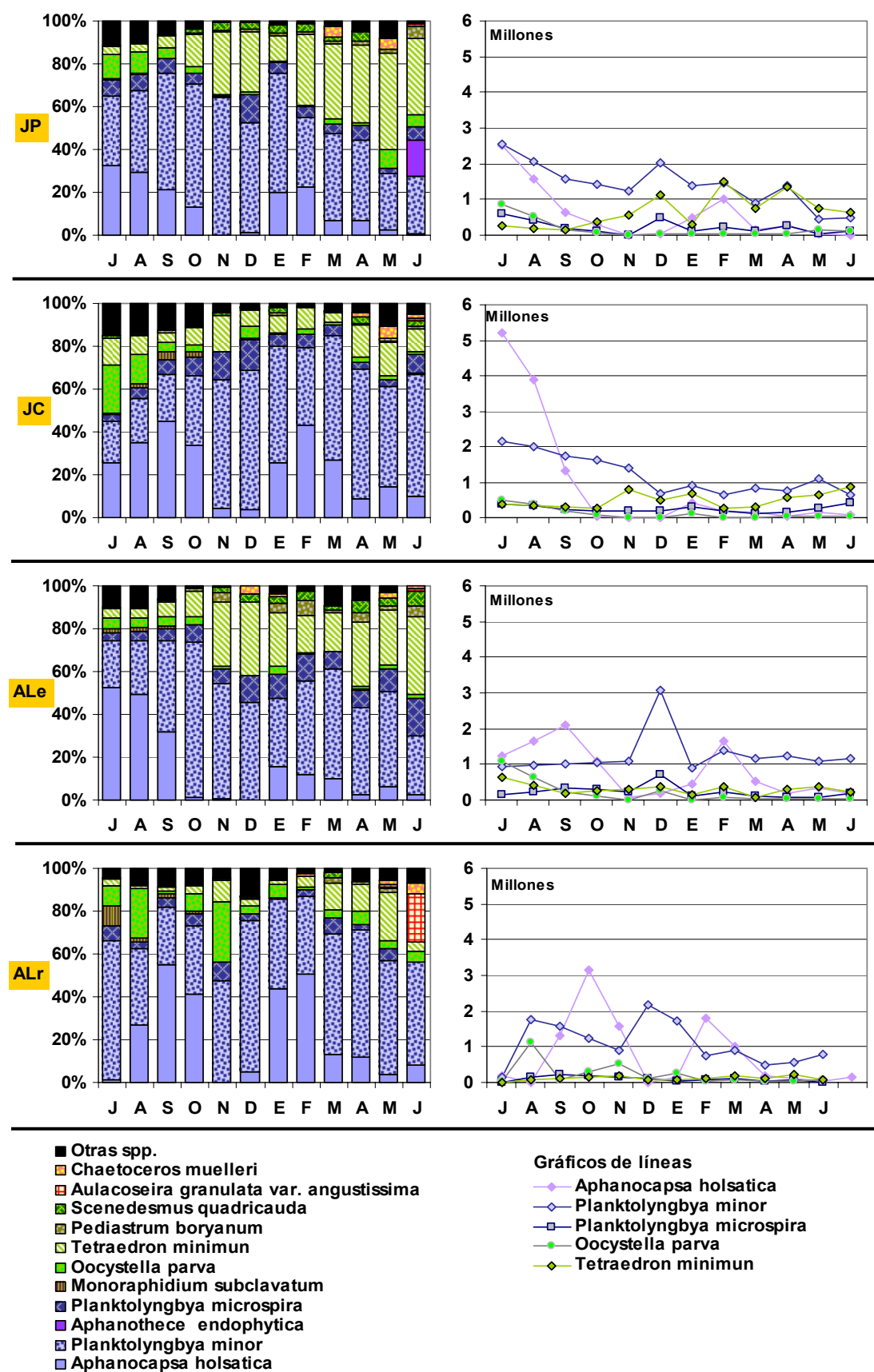


Fig. 11. Densidad de los taxa de origen planctónico más abundantes (millones de individuos/cm², gráficos de líneas) **y sus aportes porcentuales a la densidad total de esta fracción en el epipelon** (% , gráficos de columnas 100% apilada). Eje de abscisas, todos los gráficos: letras iniciales de meses de muestreo.

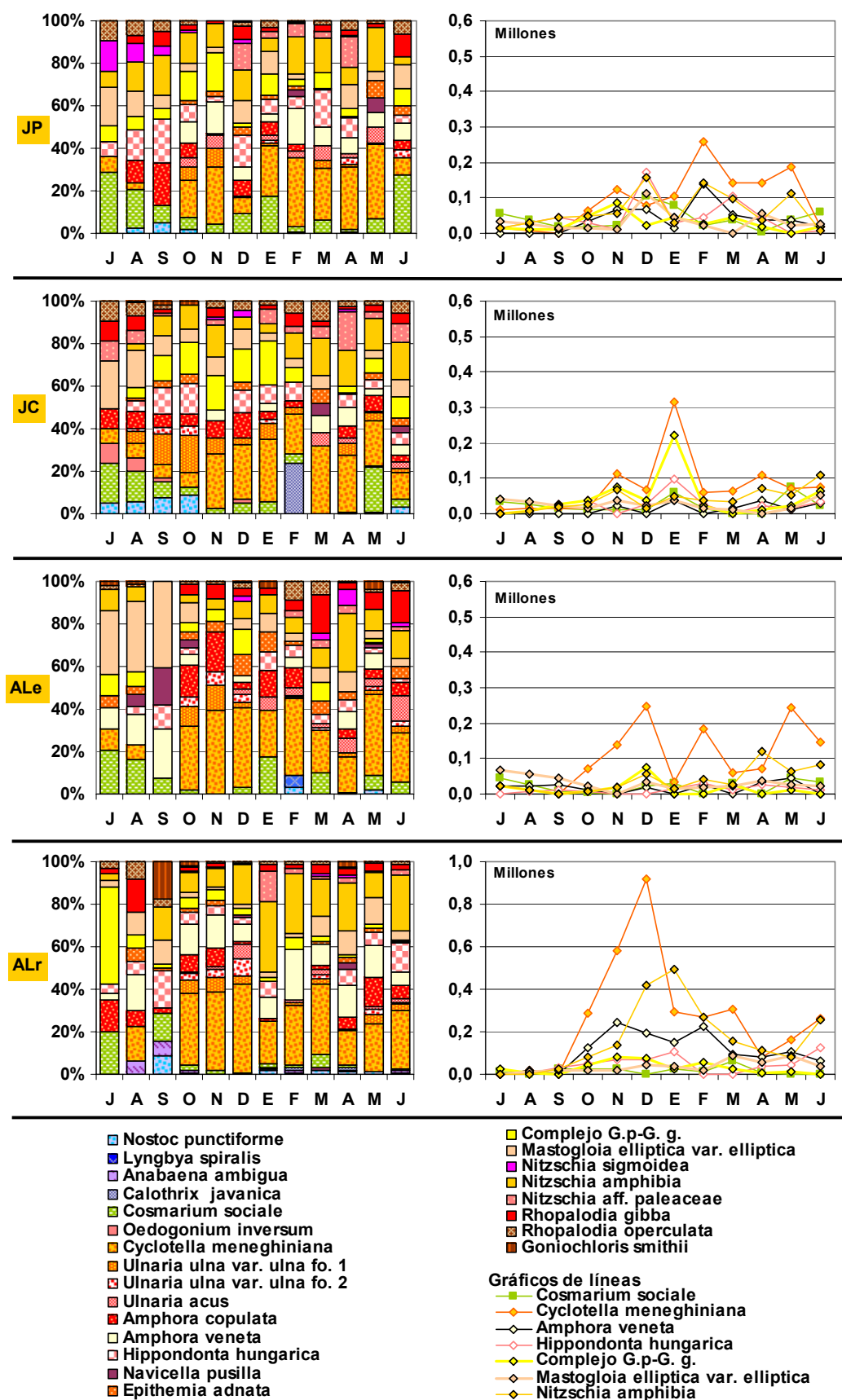


Fig. 12. Densidad de los taxa de origen epifítico más abundantes (millones de individuos/cm², gráficos de líneas) y sus aportes porcentuales a la densidad total de esta fracción en el epipelon (% , gráficos de columnas 100% apilada). Eje de abscisas, todos los gráficos: letras iniciales de los meses de muestreo.

En cuanto a los períodos, las diferencias sólo fueron evaluadas con respecto a las fracciones planctónica y epifítica (ANOSIM 12 y 13). Los coeficientes resultaron significativos aunque moderadamente elevados en virtud de la escasa diferencia entre los períodos 2 y 3.

Las fracciones planctónica y epifítica con tendencias moderadamente marcadas hacia la separación de grupos de taxa correspondientes a las fases contrastantes en la laguna fueron examinadas a través de un análisis SIMPER para determinar cuáles especies contribuyeron mejor a dicho patrón temporal (Tabla 13).

Los porcentajes de similitud pertenecientes a los grupos de la fase turbia y clara para cada fracción fueron menos elevados en el caso de la fracción del epifiton que en el de la planctónica (Epifiton: 58% grupo turbio, 69% grupo claro; Plancton: 82% grupo turbio, 79% grupo claro). Sin embargo, los porcentajes de disimilitud entre ambos grupos en ambas fracciones fueron relativamente bajos, indicando que varias de las especies contribuyeron tanto en el conjunto de taxa de la fase turbia como en el de la clara, dándose diferencias sólo en cuanto a las densidades alcanzadas por cada especie en cada período.

En el caso de la fracción epifítica, los taxa que contribuyeron con una similitud mayor al grupo de la fase turbia como *Mastogloia elliptica*, *Rhopalodia operculata*, *Hippodonta hungarica* e incluso el *Complejo Gp.-G.g.*, tuvieron también contribuciones relativamente elevadas a la similitud del grupo claro. En este último caso las especies del grupo claro, *Cyclotella meneghiniana*, *Nitzschia amphibia*, *Rh. gibba* y *Amphora veneta* inclinaron los resultados hacia la diferenciación de los ensambles, siendo junto con *Ulnaria acus* las especies mejor posicionadas como discriminantes entre los dos grupos.

En la fracción planctónica, los taxa que más contribuyeron al porcentaje acumulado de similitud en el grupo turbio (69% del porcentaje acumulado) fueron *Planktolyngbya minor*, *Aphanocapsa holsatica*, *Planktonlyngbya microspira* y *Oocystella parva*. Las tres primeras especies junto con *Tetraedron minimum* contribuyeron con el 73% del porcentaje acumulado en el grupo claro. Por lo tanto, las especies mejor posicionadas como discriminantes de los grupos de cada fase fueron los taxa de la fase turbia *A. holsatica*, *Monoraphidium subclavatum* y *O. parva*. Al contrario, *P. minor*, característica de la fase turbia en el fitoplancton, resultó ser una especie escasamente útil para la segregación de ensambles de diferentes fases en el epipelon.

Al igual que en el caso del epifiton, los organismos de mayor tamaño estuvieron mejor representados a través del **biovolumen total por fracción**. En el caso de la fracción planctónica, los aportes dados por las colonias de *Microcystis aeruginosa* produjeron una gran dispersión de los datos (Fig. 13 d 1. FPC 2). Al no considerar a esta especie se observó un patrón concordante con las fases turbia y clara en la laguna, con mayores valores de biovolumen de julio a septiembre en los juncales y hasta octubre en los sitios AL, no

superando en el resto del período $5,9 \times 10^9 \mu\text{m}^3/\text{cm}^2$ (Fig. 13 a). En cuanto al biovolumen de la fracción epifítica, con excepción de ALr (donde también se registró un patrón acorde a las fases de la laguna con mayores valores a partir de octubre), en el resto de los sitios los valores no superaron $3,09 \times 10^9 \mu\text{m}^3/\text{cm}^2$ (Fig. 13 b). Patrones variables y discordantes entre los puntos de muestreo se obtuvieron con respecto a la fracción epipélica (Fig. 13 c).

Al comparar los valores de cada fracción a través de sus distribuciones se observó que los datos de la fracción fitoplanctónica tuvieron una mayor dispersión pero una media similar a la de la fracción epipélica (Fig. 13 d 2, FPC1 y EPP) y que de los tres grupos, la fracción epifítica presentó una media y un desvío estándar menor (Fig. 13 d 2, EPF).

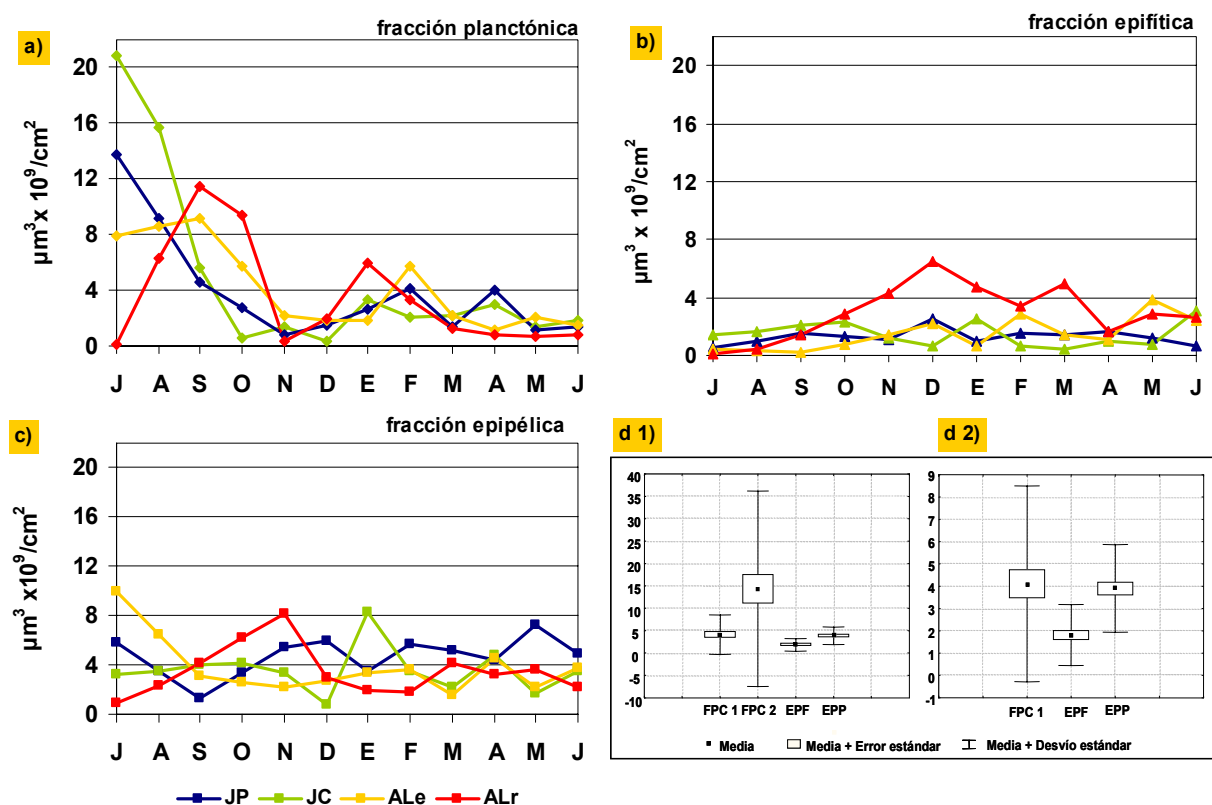


Fig. 13. Biovolumen total por fracción ($\mu\text{m}^3 \times 10^9/\text{cm}^2$). a) fracción planctónica (excluyendo datos de *M. aeruginosa*); b) fracción epifítica; c) fracción epipélica; d 1) Media y dispersión de los datos, incluyendo (FPC2) o excluyendo (FPC1) al biovolumen de *M. aeruginosa* en la fracción planctónica; d 2) Idem excluyendo los datos de la fracción planctónica que incorporan a *M. aeruginosa*. FPC 1: fracción planctónica sin valores de *M. aeruginosa*; FPC 2: idem anterior incluyendo dichos valores; EPF: fracción epifítica; EPP: fracción epipélica. Eje de abscisas, gráficos a), b) y c): letras iniciales de los meses de muestreo.

Las tendencias presentadas por el biovolumen total de cada porción fueron similares a las halladas en relación a las fases de la laguna y las densidades de cada fracción. Las correlaciones no paramétricas de Spearman significativas entre los *scores* de los ejes 1 y 2 del ACP de la Tabla 9 y los valores de biovolumen total de cada fracción indicaron que las fracciones planctónica y epifítica estuvieron relacionadas a las fases de la laguna (Tabla 12). En contraste, las correlaciones con el biovolumen de la fracción epipélica no fueron significativas y por lo tanto no se registró esta concordancia. Las correlaciones no significativas

entre los biovolúmenes de la fracción epipélica con cualquiera de las variables ambientales seleccionadas corroboraron estos resultados (Tabla 12). A pesar de que los coeficientes r_s fueron bajos, las fracciones restantes mostraron relaciones con varios de estos factores similares a las halladas con respecto a las densidades de cada fracción y a las comunidades de origen respectivas (apartados anteriores).

El patrón de variación del biovolumen total de la fracción epipélica escasamente marcado contrastó con el del **biovolumen promedio por individuo**. Diferencias de los sitios J, con respecto a ALe y en mayor medida a ALr, se registró en relación a esta variable (Fig. 14 a). Un análisis ANOVA de una vía (Tabla 14 a) confirmó que estas diferencias espaciales eran significativas. El *test post-hoc* LSD de Fisher indicó diferencias significativas entre los juncales y los sitios AL, los cuales también fueron similares entre sí (Tabla 14 b). Los *test* de Bonferroni y el de Tukey, en cambio señalaron que las muestras de los sitios JP y ALe eran también similares. En el gráfico de medias cuadráticas mínimas e intervalos de confianza para cada sitio, se estableció una posición intermedia del sitio ALe en una serie desde los juncales, con mayores valores de biovolumen promedio por individuo a otro de menores guarismos de esta variable (Gráfico de MCM a la izquierda, junto a Tabla 14 a). Las variaciones espaciales estuvieron dadas por la mayor abundancia en los juncales de diatomeas de mayor talla como *Campylodiscus clypeus* ($136.867 \mu\text{m}^3$), *Surirella striatula* ($141.508 \mu\text{m}^3$) y *Pinnularia* aff. *viridoides* ($36.013 \mu\text{m}^3$). En los sitios expuestos, JP y ALe, predominó *C. clypeus*, en tanto que en ALr el biovolumen total se distribuyó principalmente entre especies pequeñas como *Navicula veneta* ($630 \mu\text{m}^3$), *Fragilaria construens* fo. *subsalina* ($516 \mu\text{m}^3$) e incluso entre las cianofitas *Jaaginema metaphyticum* y *Oscillatoria* aff. *putrida* especialmente en los meses de verano (Tabla 15).

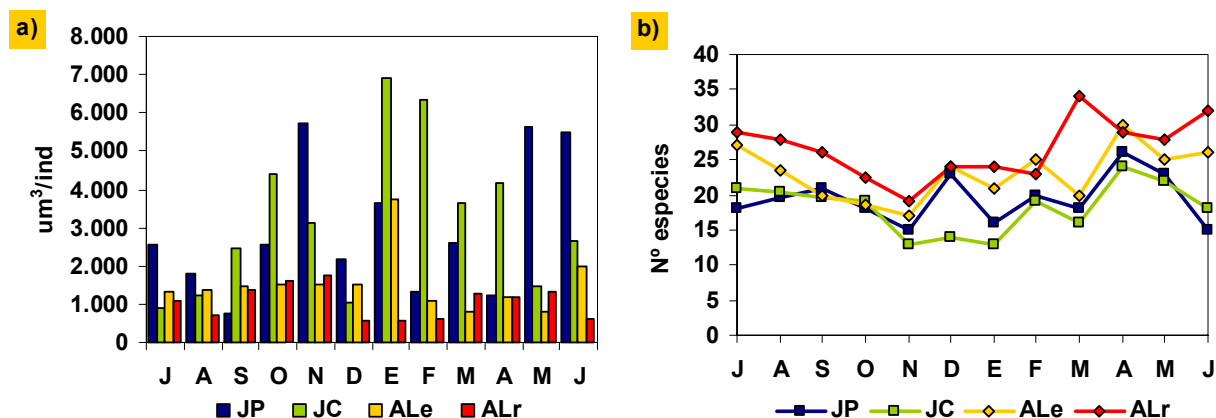


Fig. 14. Biovolumen promedio por individuo y riqueza específica de la fracción epipélica. a) Biovolumen promedio por individuo ($\mu\text{m}^3/\text{ind.}$); b) Riqueza específica (nº de especies). Eje de abscisas, ambos gráficos: letras iniciales de los meses de muestreo.

Finalmente, para completar el análisis de la porción epipélica, se consideraron los valores de **riqueza específica** (Fig. 14 b). La cantidad de especies registradas fue en casi

todas las ocasiones mayor en los sitios AL que en los J. Estas diferencias espaciales resultaron significativas ($p < 0,05$) cuando se las evaluó mediante un análisis ANOVA de una vía (Tabla 14 a). Los *tests post-hoc* de Bonferroni y de Tukey dieron por significativas las diferencias entre el sitio JC con ALe y ALr y de JP con ALr. El *test* LSD Fisher, en cambio, separó a los sitios J de los AL y a estos últimos entre sí (Tabla 14 b). En forma similar a los resultados del biovolumen promedio por individuo de esta fracción, la observación del gráfico de medias cuadráticas mínimas e intervalos de confianza para cada sitio (Gráfico de MCM a la derecha, junto a Tabla 14 a) llevó a considerar una posición intermedia del sitio ALe entre los juncuales (con menores valores de riqueza) y ALr (con mayor cantidad de especies).

Discusión***Variaciones espaciales y temporales de los ensambles epipélicos***

Espacialmente, los ensambles del epipelon, tomando en cuenta a todas las fracciones, son relativamente similares en todos los sitios con respecto a la mayoría de las variables descriptoras. Esto también se verifica en el caso de las variaciones de la composición y densidad específica de la fracción epipélica. Sin embargo, se observa un gradiente, con los puntos de muestreo JC y ALr como extremos, en relación a ciertas variables (concentración de clorofila *a*, riqueza específica total, densidad total de las tres fracciones consideradas, biovolumen promedio por individuo y riqueza de la fracción epipélica). Esto indica que, aún tratándose de una laguna cuyo perfil tiene una pendiente muy suave desde el talud de la barranca que la limita hasta su punto medio, los sitios progresivamente más cercanos a la orilla albergan ensambles que se diferencian también gradualmente unos de otros. Esto refleja a su vez las distintas características ambientales de los hábitats litorales, potencialmente mejores para el desarrollo de las algas del epipelon (mejor disponibilidad de luz, menor acumulación de materia orgánica por encima de las algas, etc.). Asimismo, se destacan los patrones de variación similarmente irregulares (Fig. 6 del presente apartado) en los sitios JP y ALe, puntos intermedios en este gradiente, con respecto a algunas variables del epipelon en conjunto (clorofila *a* activa y densidad de organismos) así como también de las fracciones epipélica propiamente dicha y planctónica. Estas variaciones probablemente están relacionadas con algún factor que opera en función del grado de exposición de los sitios muestreados a las variables ambientales, por ejemplo resuspensión, presencia de macrófitas emergentes en el primer sitio y de sumergidas en el segundo, etc.

La dinámica de las fracciones planctónica y epifítica moderadamente correlacionadas con las fases de la laguna, en cuanto a la densidad total y de especies y en menor medida al biovolumen total, explica en parte las débiles relaciones entre la mayoría de las variables en conjunto y los patrones temporales turbio-claro. Mientras el fitoplancton y el epifiton cambian fuertemente con dichas fases, imprimiendo este patrón temporal a los aportes realizados a los sedimentos, los ensambles netamente epipélicos son relativamente similares entre sí a lo largo de todo el período. El hecho de que la relación entre las fracciones planctónica y epifítica del epipelon con las fases contrastantes sea moderada y menos marcada que aquella registrada para cada comunidad en particular sugiere, que, sumado a las observaciones acerca de las

distintas especies mencionadas en los resultados, varios taxa de cada una de estas comunidades tienden a mantener un *pool* más o menos regular de individuos en los sedimentos.

Los ensambles epipélicos frente a las perturbaciones

La conservación de las características, dadas a lo largo de todo el período en relación a las variables que involucraron a todas las fracciones algales y en particular a la porción epipélica propiamente dicha, hace difícil encontrar patrones relacionados con las perturbaciones ocurridas en la laguna, en forma similar a como se observaron para los ensambles fitoplanctónicos y fitoperifíticos. En este sentido, Bourne (2000) también encuentra que las variables ambientales explican escasamente las variaciones de biomasa de las algas epipélicas y no halla patrones temporales de esta variable en ninguna de las tres lagunas en diferentes estados de equilibrio, examinadas en su estudio. En Lacombe, algunas respuestas ligeramente marcadas pueden hallarse con respecto a ciertas variables ambientales cuando se comparan los ensambles del sitio ALr con las del resto de los puntos.

En el epipelon, factores como la hidrodinámica, la luz, la composición del sustrato, las macrófitas, la turbulencia, los nutrientes, la temperatura, y el pastoreo (Goldsborough & Robinson, 1996) así como, también, la interacción con el fitoplancton (Hansson 1988 a; Hansson, 1992), han sido citados como causantes de las variaciones en la biomasa. De éstos, las variaciones de las algas bénticas en Lacombe pueden relacionarse con los cinco primeros y con la biomasa fitoplanctónica.

De los tres eventos de perturbación relacionados con precipitaciones y el consecuente aumento del nivel del agua, el producido en agosto parece haber afectado a la fracción epipélica propiamente dicha de los sitios más profundos. La disminución de la biomasa en JP, JC y ALe es marcada. En ALr, en cambio, si bien los aportes del fitoplancton son mayores que los del epipelon propiamente dicho, las algas bénticas incrementan su número, en especial de especies de oscilatorias durante los meses de mayor turbidez, agosto-septiembre.

El aumento en el nivel hidrométrico se traduce en un cambio en la disponibilidad de luz en los diferentes sitios. Un incremento gradual que diera tiempo a la producción fitoplanctónica para contrarrestar los efectos de dilución del aumento de nivel del agua, conduciría a la manutención de la turbidez en la columna, impidiendo la penetración de la luz hasta el fondo en todos los sitios o sólo en los más profundos. Este último tipo de efecto probablemente es el que tuvieron las perturbaciones de agosto sobre los

ensambles epipélicos en JP, JC y ALe. La mayor biomasa registrada en julio en estos sitios se desarrolla en condiciones de iluminación escasa. Al aumentar el nivel del agua y disminuir la transparencia, la disponibilidad de luz disminuye todavía más afectando a las algas bénticas. En ALr en cambio, luego de las perturbaciones desarrollándose peores condiciones lumínicas que aquellas de julio, aunque más favorables que las registradas en los sitios más profundos, todavía es posible el aumento de taxa especialmente adaptados a condiciones de penumbra, las cianofitas oscilatorias (Scheffer, 1998). Cabe señalar que en este sitio, el valor mínimo de densidad total del epipelon registrado en julio bajo mejores condiciones lumínicas que en otras fechas, puede relacionarse con la presencia de gramíneas y la escasa altura de la columna de agua, una situación netamente diferente a las de otras ocasiones..

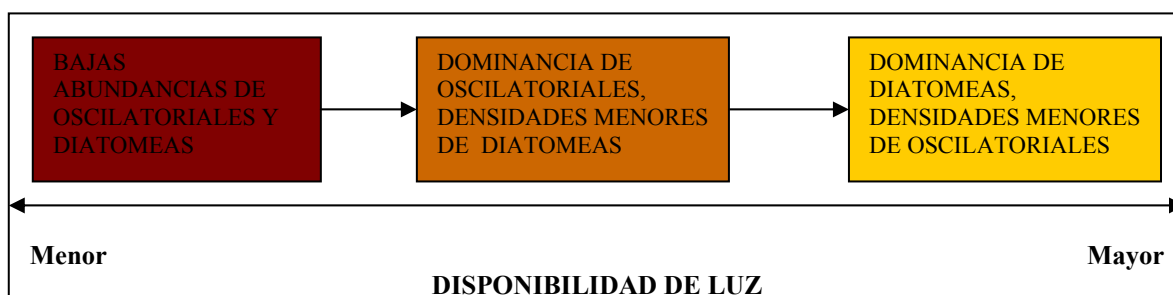
La influencia de la interacción entre un aumento de nivel del agua y la disponibilidad de luz sobre el epipelon dependen en gran medida de la intensidad de la perturbación y el estado previo en el que se encuentre el sistema. Según Hansson (1992), cuando la disponibilidad de luz y de nutrientes en la columna de agua son elevados se genera un mayor desarrollo del fitoplancton pues éste intercepta al primer recurso antes de que alcance los sedimentos, produciéndose el sombreado de las algas epipélicas por debajo. Sin embargo, si el incremento del nivel del agua es brusco en vez de gradual, el fitoplancton no podría compensar el efecto de la dilución a través de la reproducción y entonces las condiciones lumínicas en la columna mejorarían, pudiendo alcanzar la luz, los sedimentos. Este tipo de efecto probablemente es el ejercido sobre los ensambles epipélicos durante el evento de octubre, aunque sólo alcanza a las taxocenosis en ALr reflejándose en un aumento de la densidad de las diatomeas.

Al efecto de dilución sobre el fitoplancton debería agregarse el efecto clarificador de las macrófitas sumergidas luego del evento de octubre. Al dar refugio a la fauna consumidora de fitoplancton y al estabilizar los sedimentos evitando la resuspensión además del sombreado sobre el fitoplancton, las plantas permitirían un crecimiento significativo de las algas del fondo, al mejorar, a través de estas acciones, la disponibilidad de luz en la columna y sobre los sedimentos (Lassen *et al.*, 1997). Sin embargo, las macrófitas sumergidas pueden tener un efecto contrario sobre el epipelon cuando se alcanzan extensos porcentajes de cobertura. En esos casos el sombreado no sólo afecta al fitoplancton sino también a las algas epifíticas y epipélicas que crecen por debajo del dosel de hojas (Sand-Jensen & Borum, 1991; Aberle & Wiltshire, 2006). En lagos someros, ha sido demostrada la disminución de la producción epipélica en relación al desarrollo de las macrófitas (Lassen *et al.*, 1997). El sombreado dependerá además, de la arquitectura de la macrófita predominante,

siendo por ejemplo las especies de *Potamogeton* (*Stuckenia*) con hojas aguzadas una de las que permiten mayor paso de la luz (Bourne, 2000). En forma comparada, entonces, *Myriophyllum quitense* habría generado una menor disponibilidad de luz que *S. striata*.

Esta doble influencia de las macrófitas sumergidas puede observarse en ALr, donde un primer efecto de mejoramiento de las condiciones lumínicas y estabilización de la columna se habría combinado con un efecto posterior de sombreado. Al alcanzar la superficie del agua en octubre, las plantas crearían condiciones más estables, mejorando la disponibilidad de luz y evitando la resuspensión. Estas condiciones se relacionan con un aumento de la densidad total y de algas propiamente epipélcas (especialmente de diatomeas) así como de clorofila *a* activa, desde octubre a enero. Tanto las disminuciones de estas variables cuando la cobertura vegetal alcanza 100% (febrero) como los aumentos de la densidad de diatomeas registrados después de la retracción de las plantas en marzo y la posterior recuperación de los manchones desde abril hasta mayo, sugieren la influencia del sombreado vegetal durante el verano. Cabe mencionar que aumentos de la densidad de cianofitas oscilatorias de la fracción epipélca, desde febrero, en JP y ALe, también pueden constituir evidencias de sombreado. En febrero, la disponibilidad de luz estaría relacionada efectivamente con la presencia de las macrófitas en ambos sitios, aunque la disminución del nivel hidrométrico y consecuentemente aumento de la penetración de la luz en la columna se contraponen al efecto de las plantas. En marzo, la misma disponibilidad de luz habría estado asociada a la retracción de las macrófitas (mejoramiento de las condiciones) en oposición al aumento de la altura hidrométrica (empeoramiento de las condiciones). Estos niveles en la disponibilidad lumínica, que podrían calificarse de intermedios y asociados a mayores densidades de oscilatorias, son similares a los hallados en febrero en ALr.

Esta serie de hechos sugieren que a mejores disponibilidades de luz, independientemente de las combinaciones de factores que produzcan el mejoramiento, las variaciones de las algas epipélcas se suceden de la siguiente forma:



Las características de las algas que explican la ocurrencia de este patrón se examinan más adelante (página 155)

El evento de octubre tiene otra componente importante, el aumento marcado de los nutrientes en el agua. La disponibilidad de nutrientes es usualmente más elevada en los sedimentos que en la columna de agua, por lo que la limitación por este factor es un fenómeno raro (Sand-Jensen & Borum, 1991). Además, las algas epipélicas suelen estar más influenciadas por las condiciones químicas de los sedimentos que por las concentraciones químicas en la columna de agua por encima (Steinman *et al.*, 1997). Así, por ejemplo, las mayores concentraciones de nutrientes en el agua, registradas en octubre y noviembre en Lacombe no están relacionadas con aumentos de la biomasa del epipelon, tal como se observa en el caso del epifiton de junco y de las macrófitas sumergidas. Vadeboncoeur *et al.* (2001) hallan una respuesta similar de las algas bénticas frente a las fertilizaciones realizadas en un lago somero. Estos autores concluyen que los sedimentos son la mayor fuente de nutrientes para el epipelon y, que, el aporte de la fertilización en el agua es pequeño comparado con el *pool* disponible para estas algas en los sedimentos. En Lacombe, las correlaciones entre las variables descriptoras de la biomasa epipélica y el fósforo total en sedimentos no son, en general, significativas. Esta ausencia de relaciones, sumada a las correlaciones fuertemente significativas del fósforo total con la materia orgánica de los sedimentos, y moderada con la cobertura de macrófitas sumergidas y densidad de ejes de junco, indican que el fósforo se halla más relacionado a la biomasa en pie y en descomposición de las plantas que con aquella generada por el epipelon.

Los datos acerca de valores limitantes de nutrientes para las algas asociadas a un sustrato son escasos, pero se han indicado concentraciones de 0,3 - 0,6 $\mu\text{g PO}_4\text{-P/l}$ para diatomeas de ambientes lóticos y de 55 - 100 $\mu\text{gN-NO}_3\text{/l}$ para las algas perifíticas en general (Borchardt, 1996). Dadas las elevadas concentraciones de fósforo total en sedimentos observadas durante todo el período, es probable que exista, por lo menos de aquel nutriente, un *pool* suficiente disponible para el fitobenton. Además, tanto los valores de fósforo reactivo soluble como los de nitratos y nitritos en el agua están por encima de las concentraciones limitantes, señaladas anteriormente. Con respecto a la sílice, un nutriente esencial para las diatomeas, Miretzsky *et al.* (2002) encuentran una flora de este grupo bien desarrollada en la laguna Chascomús, con concentraciones en el agua aún menores que las estimadas en el presente estudio (0,1 - 8,22 mg Si/l). En Lacombe, ninguno de los valores registrados en la columna de agua es menor a 3 mg/l, por lo que la limitación por este nutriente es también, escasamente probable.

Finalmente, una de las perturbaciones físicas a las cuales las algas bénticas se hallan más comúnmente expuestas es el lavado (Peterson, 1996), lo que dependerá en gran medida de la naturaleza y tamaño de las partículas que componen el sedimento y la estabilidad de la columna de agua. Dado que las partículas del fondo

se ordenan en un gradiente de tamaños en relación con la velocidad de movimiento del agua (Wetzel, 1981), la observación del tipo y talla del material puede ayudar a evidenciar procesos de acumulación y transporte. Los resultados sugieren que los sitios más profundos de la laguna son puntos de acumulación de materiales, en los cuales, además de la menor tasa de resuspensión de sólidos en la columna de agua dada por la mayor profundidad, cabría sumar también a aquella debida a la presencia de los juncuales (Horppila & Nurminen, 2001) y de las macrófitas sumergidas (James *et al.*, 2004 a y b). En JP y JC, con una columna relativamente más estable, es posible una mayor depositación de material orgánico liviano, tal como se demuestra estadísticamente. En el sitio ALr, en cambio, pequeños movimientos del agua pueden transportar por resuspensión los materiales orgánicos más livianos y por ende los sedimentos se caracterizan por poseer una mayor cantidad de granos de arena. Estas observaciones concuerdan con lo registrado por Dangavs & Dallasalda (1977) en la laguna de Yalca, en donde los sedimentos se tornan menos arenosos hacia el centro de este cuerpo de agua.

Así como se observa una diferencia en los tamaños de las partículas relacionados a la dominancia de uno u otro proceso de transporte o depositación, también se registra la diferencia de tamaños en las diatomeas que tienen mayores aportes al biovolumen de la fracción epipélica. En ALr, un sitio donde prevalecería el transporte de materiales, la dominancia durante el período turbio está dada por una diatomea de porte pequeño *Navicula veneta*. Relacionados con los aumentos de la cobertura vegetal y por lo tanto con una estabilidad mayor de la columna, a un primer incremento en la contribución de dos diatomeas de porte grande y mediano, *Campylodiscus clypeus* y *Plagiotropis lepidoptera*, le sigue el de otra diatomea pequeña pero formadora de colonias en cadena cortas, *Fragilaria* aff. *construens* fo. *subsalina*. Por otro lado, en JC, JP y ALe, dominan durante todo el tiempo diatomeas de biovolumen más elevados como *C. clypeus* y *Surirella striatula*, acompañadas por taxa de portes medianos, *Pinnularia* aff. *viridoides* y *Anomoeneis sphaerophora* fo. *costata*. Los tamaños grandes y medianos parecen estar favorecidos en condiciones de columna estables. Los taxa pequeños en cambio, si bien también tienen aportes en situaciones de mayor estabilidad, son los que mejor resisten en condiciones de un mayor movimiento del agua (sitio ALr).

Con respecto al pastoreo, a diferencia del epifiton, su influencia sobre el epipelon no fue observada, ni se encontraron evidencias indirectas acerca de su ocurrencia. Sólo podría relacionarse la disminución de las densidades algales durante agosto y septiembre con un aumento de cladóceros quidóridos (Ardohain, 2008). Estos organismos suelen alimentarse tanto de algas como de materia orgánica de los

sedimentos (Fryer, 1968, Dole-Olivier *et al.*, 2000; Nandini *et al.*, 2007). En forma similar, Hansson (1992) y Mc Nair & Chow Fraser (2003) hallan que los efectos directos del pastoreo así como aquellos indirectos, relacionados con la composición de la trama trófica (a través de las cascadas tróficas) no son los más importantes en la determinación de la biomasa de las algas bénticas en los ambientes de mayor productividad. No obstante, en situaciones en las que estas algas representen una biomasa mayor y constituyan un recurso importante dentro del sistema, como por ejemplo en cuerpos de agua menos productivos, el pastoreo no debería descartarse como factor influyente. De hecho, existe un creciente número de publicaciones señalando a las algas bénticas como un importante aporte hacia las cadenas tróficas pelágicas, a través de su consumo por parte del zoobentos y de éste por los peces (Vander Zanden *et al.*, 2006; Mc Nair & Chow Fraser, 2003).

Dinámica de la estructura interna de los ensambles epipéllicos

En Lacombe, el epipelon algal está constituido fundamentalmente por cianofitas filamentosas y diatomeas móviles distribuidos en forma dispersa entre las partículas de sedimento. Sólo se encuentran algunos organismos fijos muy pequeños adheridos a granos de arena o a materia orgánica, como *Xenococcus* aff. *minimus* y *Heteroleibleinia pusilla*. Aberle & Wiltshire (2006) han relacionado una estructura similar, pero constituida principalmente por diatomeas, a una mayor competitividad y resiliencia de estos organismos en ambientes con bajas disponibilidades de luz y sustratos inestables.

En la fracción epipélica, predominan numéricamente en casi todas las fechas las mismas especies (*Heteroleibleinia pusilla*, *Jaaginema metaphyticum*, *Planktolynghya* aff. *undulata*, *Fragilaria construens* fo. *subsalina* y *Navicula veneta*). Es decir, en el epipelon el pasaje de un estado turbio a otro claro de la laguna no significa un cambio en la dominancia de las especies algales integrantes de los ensambles, a diferencia de lo que se verifica en el caso del epifiton de junco. Sólo se detectan algunas diferencias entre fases con respecto a las especies acompañantes (*Oscillatoria janus*, *Pseudoanabaena catenata*, *Phormidium chalybeum*, *Coelosphaerium punctiferum* y *Cosmarium phaseolus* var. *minus*), no constituyendo un cambio hacia una estructura más compleja o distinta.

Más que a variaciones en el plano temporal, las especies epipélicas parecen estar adaptadas a diferentes condiciones en el sentido espacial horizontal. Diferencias espaciales marcadas se observan en cuanto al tamaño promedio por individuo entre

los sitios J y AL. La evidencia aportada por el biovolumen por individuo en referencia a la estabilidad de la columna en ALr y los juncuales ya ha sido comentada. Este contraste en cuanto al tamaño de las diatomeas entre sitios sugiere, también, la utilización de distintas estrategias por parte de los organismos bentónicos. Células con una mayor superficie dispuesta en forma perpendicular a la dirección de hundimiento, como en los casos de *Surirella striatula* y *Campylodiscus clypeus* evitarían el enterramiento en un sustrato poco firme, una estrategia similar a la utilizada por organismos fitoplanctónicos para disminuir la tasa de sedimentación (Reynolds, 1984). Por otro lado, un talo de mayor talla representaría una desventaja sobre una superficie arenosa sobre, la cual, los movimientos del agua ejercen un efecto neto de transporte. Así, las diatomeas pequeñas de una relación superficie / volumen mayor y con mayor libertad de movimiento entre las partículas de arena podrían sobrevivir en ambos lugares, presentando una ventaja sobre aquellas más grandes de relación superficie/volumen menor, en sitios como ALr.

Ello coincide con lo señalado por Moss (1977) acerca de las características vitales de los organismos epipélicos. La tolerancia frente a una menor disponibilidad de luz y la capacidad de regular la posición con respecto al horizonte de los sedimentos, por ejemplo a través del movimiento, serían dos de ellas. Ambas características no sólo debieron ser desplegadas por las diatomeas, sino también por otro componente importante de la fracción epipélica durante todo el período, las cianofitas oscilatorias. Este grupo ha sido señalado en relación al fitoplancton, como el dominante en situaciones de aguas turbias debido a su capacidad de soportar una disponibilidad de luz menor, así como también de regular su posición en la columna (Scheffer, 1998). En Lacombe, generalmente, las oscilatorias dominan en los sitios más profundos y menos luminosos. La tolerancia de las cianofitas para sobrevivir en estos hábitats ha sido a menudo relacionada con una nutrición heterotrófica (Lee, 1999; Graham & Wilcox, 2000), una característica también señalada en el caso de las diatomeas (Hellebust *et al.*, 1977; Round *et al.*, 1990; Tuchman, 1996). Así, la tolerancia frente a menores disponibilidades de luz ayudarían a explicar en parte, los patrones de variación ya comentados en relación a las algas epipélicas (página 151). Con respecto a la regulación de su posición en el perfil vertical, las oscilatorias epipélicas muestran talos flexibles con diferentes curvaturas en sus extremos lo que evidencia la capacidad de movimiento a través de las partículas de los sedimentos. Ello contrasta con los talos rígidos de las oscilatorias planctónicas (*Planktolyngbya minor* y *P. microspira*) presentes en los sedimentos durante todo el período de estudio. Estas observaciones indican que las estrategias en las que se basa el éxito de este grupo en uno u otro ambiente de la laguna Lacombe, implican mecanismos diferentes:

mecanismos de flotabilidad con respecto a los taxa fitoplanctónicos vs. capacidad de movimiento sobre y entre partículas de un sustrato de las algas epipéllicas. Sin embargo, el fin es el mismo: regular su posición dentro del perfil vertical.

La organización interna del epipelon en Lacombe también es influida por las especies provenientes de otras comunidades. En el presente estudio se realizó la segregación de taxa de acuerdo con su origen para discriminar patrones de variación temporales y espaciales relacionados con cada comunidad. Sin embargo, no sería correcto en una evaluación excluir a estos organismos que también aportan biomasa e interaccionan con los componentes del ambiente epipéllico (factores ambientales, posibles pastoreadores, competencia con otras especies) en los mismos términos que un organismo propio de los sedimentos.

Generalmente, se ha reportado que varias de las especies fitoplanctónicas presentan estadíos de reposo en forma de quistes que llegan al bentos y que pueden controlar la dinámica de las poblaciones bénticas al emerger (Hansson, 1996, Schindler *et al.*, 2002). Sin embargo, uno de los aspectos llamativos que presentan los taxa provenientes del fitoplancton en este estudio es que varios de ellos se mantienen en los sedimentos en un estadio vegetativo, sin formar estructuras de resistencia. Entre ellos, algunas especies del período turbio se destacan por mantener densidades relativamente elevadas, aún desapareciendo totalmente o bien permaneciendo en forma escasa, en la columna de agua. *Aphanocapsa holsatica*, *Tetraedron minimum*, *Planktolyngbya minor* y *P. microspira* presentan este tipo de dinámica. En contraposición a las estrategias de movimiento para regular su posición en la columna de las algas propias del epipelon, el mantenimiento de las poblaciones de los taxa fitoplanctónicos en los sedimentos probablemente está basado en la reproducción. Las especies anteriormente reseñadas se observaron en varias ocasiones, formando hormogonios, autosporas o pequeñas colonias según el caso.

Los aportes del epifiton están dados fundamentalmente por pequeñas diatomeas, las cuales en forma similar a los taxa provenientes del fitoplancton fueron halladas en sus estados vegetativos. *Nitzschia amphibia*, el Complejo *G. p.-G.g.*, *Cyclotella meneghiniana*, *Amphora veneta*, *Ulnaria* spp., *Rhopalodia gibba* y *Rh. operculata*, son algunas especies epifitas registradas en los sedimentos durante todo el período de estudio. En varios de estos casos la estrategia ya mencionada para diatomeas epipéllicas de pequeño porte también puede haberse utilizado. De hecho, mayores densidades de la fracción epifítica se observan en ALr.

Relación del epipelon algal con las fases contrastantes en la laguna Lacombe.

Tal como se ha enunciado para el caso de la interpretación de la dinámica del epifiton sobre junco, un sistema es estable en función de su permanencia en el tiempo, lo cual a su vez depende de las características de resistencia, resiliencia y los mecanismos de estabilización. La fracción epipélica presenta escasas diferencias de fisonomía y composición a lo largo del tiempo en los sitios más profundos por lo que se considera que presenta un solo estado estable. El epipelon propiamente dicho del sitio ALr muestra más variaciones, por ejemplo los cambios de dominancia entre cianofitas filamentosas y diatomeas pequeñas. Sin embargo, su fisonomía y la composición varían escasamente con respecto a los otros sitios, por lo que también, por lo menos en referencia a estos aspectos, debería ser considerado dentro del mismo tipo de estado.

Al incluir en esta interpretación a los aportes de otras fracciones, la posibilidad de un solo estado no se modifica ya que las composiciones de ambas fracciones tampoco se alteran significativamente con el pasaje de estado de la laguna. Es decir, no hay un cambio de fisonomía, formas de vida o de composición por la contribución de estas fracciones, sino simplemente variaciones en la abundancia.

La estabilidad del epipelon se basa en la adaptación presentada por los taxa frente a una menor disponibilidad de luz y a la inestabilidad del sustrato blando o arenoso, según se tratase de un sitio más profundo o cercano a la orilla. En cualquiera de las situaciones, la movilidad otorga una ventaja adaptativa a varias de estas especies, sobre todo a las oscilatorias y diatomeas.

La resiliencia se observa en particular en el sitio ALr luego de cada uno de los tres eventos de perturbaciones. El epipelon varía, principalmente en forma relacionada a los cambios en las condiciones de luz, con variaciones en la abundancia de las mismas especies que ya se encontraban formando parte de la comunidad. Así, mantiene su fisonomía y composición. De igual forma pueden considerarse los aumentos de cianofitas filamentosas en JP y ALe luego del evento de marzo. Estas respuestas, dadas por la variación en la dominancia, se consideran como pequeñas variantes o configuraciones del mismo estado.

Finalmente, la disposición dispersa de las algas entre las partículas de los sedimentos con la posibilidad de alcanzar una mejor disponibilidad de luz es considerada como el mecanismo de estabilización principal del ensamble.

La interpretación de la dinámica de los ensambles epipélcos, atendiendo particularmente las variaciones en la fracción epipélica propiamente dicha, puede sintetizarse utilizando un modelo gráfico en el que se muestran las perturbaciones que

afectaron a las algas bénticas y las variantes o configuraciones registradas en los ensambles de la laguna, discriminando los patrones espaciales hallados (Fig. 1). A lo largo del período, se considera que el epipelon algal se encuentra siempre en un mismo estado, con mecanismos de estabilización y características de resistencia y resiliencia que no cambian en el tiempo. Las perturbaciones, dadas en general por diferencias en la disponibilidad de la luz, generadas por las variaciones en el nivel del agua, la cobertura de macrófitas sumergidas y emergentes y la biomasa fitoplanctónica en suspensión, se representan en el gráfico por la mayor o menor profundidad de la línea del valle de atracción del estado de equilibrio. Estas diferencias de luz impulsan el establecimiento de diferentes configuraciones en función de las mayores abundancias de diatomeas (*Cf D*) o de cianofitas filamentosas (*Cf C*) o bien se mantienen con menores densidades de ambos grupos (tercera configuración). Las mejores condiciones de luz alcanzadas en ALr posibilitan el establecimiento alternado de configuraciones *Cf D* y *Cf C*; en tanto que en los otros sitios más profundos, sólo en los momentos en que mejora la disponibilidad de ese recurso, se observa la configuración *Cf C*, quedando el resto del tiempo en el tercer tipo ya señalado (Fig. 1).

A diferencia del epifiton de junco, en la fracción epipélica no se observan los patrones esperables en una situación de multiplicidad de estados (cambios en las formas de vida predominantes y de mecanismos de estabilización; Scheffer *et al.*, 2001 a). Además, no se detecta que ocurriera un evento de perturbación intensa, ya que el factor limitante para el epipelon luego del cambio de estado del sistema, sigue siendo probablemente la disponibilidad de luz. Sería posible entonces, establecer como hipótesis que esta comunidad tiene otros estados si se tienen en cuenta las observaciones realizadas con posterioridad en la laguna: durante muestreos llevados a cabo en el período 2005-2006 (datos no publicados) se observaron comunidades de gran desarrollo vertical dado por el crecimiento de clorofitas filamentosas o bien la formación de plocon generado por una red densa de cianofitas filamentosas que crecieron en condiciones ambientales de luz, nivel del agua y presencia de macrófitas marcadamente diferentes a las halladas en el presente trabajo. Estas taxocenosis han de haber tenido mecanismos de estabilización, resiliencia y resistencia diferentes a los desplegados por los ensambles del presente estudio. Algunas características y aspectos relacionados con las observaciones del período 2005-2006 se comentan más adelante.

Probablemente entonces, diferentes estados del epipelon en ambientes eutróficos no se hallen relacionados con las fases claras o turbias tal como han sido definidas para un sistema, dado que la disponibilidad de luz sobre los sedimentos en esos casos no es la óptima para que la comunidad cambie a otro estado de estructura

diferente. La observación de esta fisonomía abarcando zonas someras y también más profundas, se daría cuando las biomásas tanto del fitoplancton como de plantas sumergidas fueran suficientemente escasas, es decir ni en un estado “turbio” ni en uno “claro” del sistema. Esto implicaría que el valor límite (*threshold*) de luz necesario para que se produzca el pasaje, debe hallarse fuera de esas situaciones.

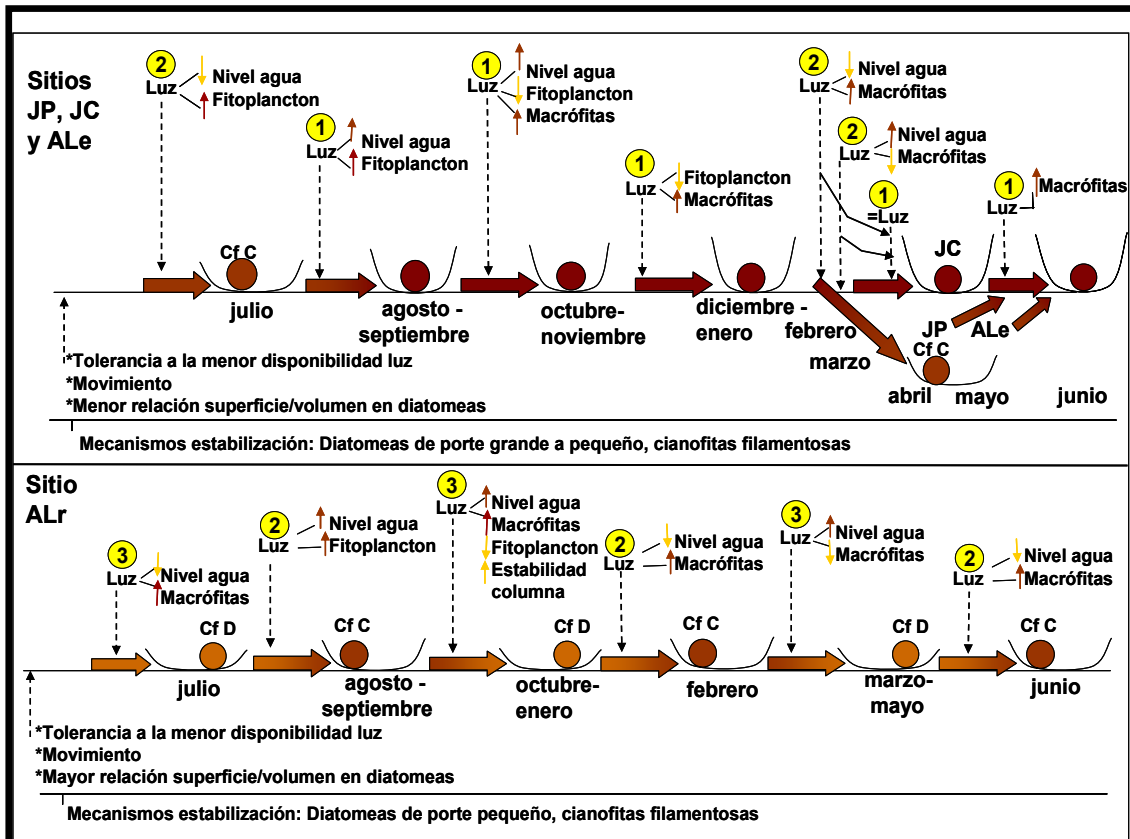


Fig. 1. Modelo gráfico de la dinámica del epipelón.

Símbolos y referencias: Círculo: taxocenosis; Línea base: dominios de atracción hacia un estado de equilibrio; Perturbaciones: factores por encima del diagrama; Características de la estructura interna por debajo de los diagramas; Configuraciones: **Cf D**: dominancia diatomeas; **Cf C**: dominancia cianofitas filamentosas; diagramas sin indicación: ambos grupos con densidades relativamente bajas. Niveles de disponibilidad de luz:

Menores disponibilidades, casi nula **1** ; Disponibilidad escasa **2** ; Mayor disponibilidad **3**

A largo del período se considera que el epipelon tiene un solo estado de equilibrio, presentando diferentes variantes o configuraciones en función de las perturbaciones que influyen sobre él. Las líneas base indican una profundidad mayor del dominio de atracción cuanto menos favorables son las condiciones lumínicas sobre los sedimentos. Los niveles de disponibilidad de luz no implican condiciones de luminosidad óptimas o suficientes para alcanzar una elevada biomasa, son simplemente un gradiente dentro de un rango de condiciones de este recurso que en general es escaso. Dado que no se hallaron evidencias de una limitación del crecimiento por nutrientes o de pastoreo, estos factores se excluyen del modelo. Entre las características internas que influyen en la estructura de los ensambles, se encuentra la mayor abundancia y biovolumen de diatomeas de gran porte en los sitios profundos en contraposición con aquellas de menor tamaño en ALr.

Un modelo que contempla situaciones como la hallada en el período 2005-2006 y que por lo tanto, se ajusta mejor que la hipótesis de Scheffer *et al.* (1993) a la

dinámica de los ensambles epipélcos observada en el presente trabajo es el de los estados cuasi-estables de Goldsborough & Robinson (1996). Éste, considera cuatro estados de equilibrio del sistema en función de las mayores contribuciones de la biomasa de los diferentes compartimientos algales a la biomasa algal total. La comparación de los datos del presente trabajo y este modelo se detallan en el último apartado de la presente sección de Resultados y Discusión.

EL EPIFITON Y EL EPIPELON COMO MECANISMOS INTERNOS DE PASAJE O DE ESTABILIZACION DE LOS DIFERENTES ESTADOS DE EQUILIBRIO DE LA LAGUNA.

Participación de los ensambles epifíticos y epipéllicos en la dinámica de los estados de equilibrio

Las algas epifíticas y epipéllicas son productores primarios importantes dentro de los cuerpos de agua someros (Goldsborough & Robinson, 1996) y debido a su posición central en la interfase entre la columna de agua y el sustrato afectan a ambos compartimientos dentro del ecosistema (Libouriussen, 2003). Esta influencia puede traducirse en mecanismos que colaboren con el pasaje de un estado de equilibrio a otro en un cuerpo de agua o bien en mecanismos tendientes a la estabilización de alguno de esos estados.

En apartados precedentes se ha detallado cómo los ensambles del epifiton se ajustan a las fases contrastantes de la laguna, adquiriendo la taxocenosis dos estados de equilibrio diferentes, y cómo los ensambles del epipelon siguen una dinámica conservadora a lo largo del período de muestreo, netamente diferente a las de las asociaciones algales epifíticas ubicadas en el sector superior del perfil vertical.

Estas dinámicas discordantes señalan grados de respuesta diferente frente a las perturbaciones ocurridas. ¿Cómo repercutieron el accionar de las dos taxocenosis en el pasaje de estado de la laguna? ¿Tuvieron una participación activa o sólo siguieron el curso de los acontecimientos sin tener efectos sobre los componentes principales causantes de los estados de equilibrio: el fitoplancton y las macrófitas? Como se detalla en las hipótesis de esta tesis, entre las funciones promotoras de cambios de estado se consideran la del sombreado de macrófitas sumergidas provocado por el epifiton y la de simiente para organismos fitoplanctónicos en el caso tanto del epifiton como del epipelon. Entre las funciones estabilizadoras de un estado se plantean el secuestro de nutrientes disponibles para el fitoplancton por parte de ambas comunidades y, en particular para el epipelon, la estabilización mecánica de los sedimentos.

Los objetivos particulares de este apartado son: 1) Identificar posibles reemplazos o migraciones de organismos, ya sea entre los diferentes sustratos como con el fitoplancton, 2) Analizar la estructura y dinámica del epifiton y del epipelon en relación a los estados de equilibrio de la laguna, evaluando: a) el grado de desarrollo de la asociación como barrera entre la macrófita y el medio; y b) el papel del epifiton y

El epifiton y el epipelon como mecanismos internos de pasaje o de estabilización de los diferentes estados de equilibrio en la laguna Lacombe

el epipelon como mecanismos internos en el pasaje de un estado de equilibrio a otro o su rol como mecanismos internos estabilizadores de un estado en particular.

Los datos utilizados en esta parte se han detallado en apartados precedentes.

El epifiton y el sombreado de macrófitas sumergidas

El trabajo de Phillips, Eminson y Moss (1978) es uno de los primeros en tomar en cuenta al epifiton como mecanismo interno en el pasaje de estados. Su modelo y trabajos posteriores de otros autores (Williams *et al.*; 2002; Sand-Jensen & Borum, 1991) señalan que el epifiton perjudica a las macrófitas sumergidas a través del sombreado y probablemente también por competencia por el dióxido de carbono disuelto en el agua. Phillips *et al.* (1978) indican también que la eficacia del efecto de los epifitos depende de la etapa de crecimiento en la que se encuentren las plantas. El desarrollo vegetal, además, está influenciado por las variaciones en la carga de nutrientes, la hidrología y la profundidad hasta donde pueda progresar su colonización. Algunas especies de macrófitas desarrollan largos tallos para alcanzar la superficie y generar a ese nivel un follaje denso, una estrategia que ayuda a evitar el sombreado tanto de los epifitos como del fitoplancton. En estas macrófitas, el crecimiento de plantas jóvenes hacia la superficie constituye el período crítico de mayor susceptibilidad a diferentes factores, incluido el sombreado (Phillips *et al.*, 1978). En Lacombe las macrófitas ya se encuentran colonizadas por los epifitos cuando logran alcanzar la superficie, y obtener una mayor disponibilidad de luz, a pesar del aumento hidrométrico de octubre. Esto implica que el desarrollo del epifiton ocurre luego de la etapa de mayor susceptibilidad de las plantas a los factores mencionados tras alcanzar la superficie, o bien, que el desarrollo del epifiton no es suficiente como para impedir el crecimiento de las macrófitas. Así, aún a pesar de registrarse condiciones tendientes a llevar al sistema a un estado turbio, como el aumento del nivel del agua y de nutrientes promotores del crecimiento del epifiton, (Coops *et al.*, 2003; Beklioglu *et al.*, 2006) las plantas logran superarlo, instalando el estado de aguas claras.

La mayor parte de las hojas densamente colonizadas por los epifitos de las dos especies de macrófitas evaluadas se encontraba dañada, aunque también se hallaron hojas en buen estado con gran cantidad de epifitos. Por esta razón, no es claro si el crecimiento de éstos se debe a que había plantas que ya habían comenzado su etapa senescente o si el sombreado dado por los epifitos perjudica a las ramificaciones sustrato. Es probable que ambos efectos ocurran al mismo tiempo. E incluso, por el

El epifiton y el epipelon como mecanismos internos de pasaje o de estabilización de los diferentes estados de equilibrio en la laguna Lacombe

contrario, se podría dar un efecto protector contra las radiaciones solares perjudiciales por parte de la cubierta epifita en las hojas más jóvenes más cercanas a la superficie, tal como lo han verificado Brandt & Koch (2003) en el caso de macroalgas marinas.

La mayor biomasa de epifiton desarrollada en relación con el aumento de nutrientes en octubre debe haber acentuado, por lo menos en este período, el efecto de sombreado sobre las plantas sustrato. En respuesta a ello, las plantas probablemente compensan las pérdidas de ramificaciones densamente colonizadas y senescentes con una rápida renovación dada por nuevas ramificaciones, un mecanismo ya señalado por Eminson & Moss (1980) y Scheffer (1998). En el caso particular de *Myriophyllum quitense*, ya se ha comentado el posible efecto alelopático de esta planta sobre los epifitos, constituyendo otra estrategia para evitar los efectos perjudiciales de estos organismos.

El pastoreo del epifiton por invertebrados durante la época de desarrollo de los *stands* remueve parte de la biomasa epifítica sobre ellos. Es probable que la presencia de estos organismos en octubre, noviembre y diciembre también colaborara en minimizar el efecto de los epifitos sobre las plantas (Mundy & Hann, 1996).

En Lacombe en el período analizado, como ya se ha expresado, si bien el sombreado del epifiton puede haber tenido efectos desfavorables sobre las macrófitas, éstas logran contrarrestar los mismos a través de la rápida renovación de ramificaciones o por efectos alelopáticos. Sin embargo, en años en los cuales las macrófitas se vean afectadas antes de alcanzar la superficie, ya sea por el sombreado de epifitos o la elevación del nivel del agua como en esta investigación, o en vinculación a otros factores como bajas temperaturas o el viento (Hargeby *et al.*, 2004) cabría esperar que se observaran manchones más pequeños. La menor producción de las plantas a su vez puede afectar a la simiente disponible para la próxima temporada de crecimiento (Van der Berg *et al.*, 1999). Por esta razón, tanto las fluctuaciones interanuales de factores climáticos e hidrológicos (en particular el ciclo de inundaciones y sequía característico de la zona pampeana), así como también el crecimiento de los epifitos, no sólo podrían alterar la producción de las macrófitas de esa temporada, sino también podrían comprometer el mantenimiento futuro de la estructura biótica del sistema (Hargeby *et al.*, 2004), conduciéndola a un estado turbio en las épocas siguientes de crecimiento.

El epifiton y el epipelon como simientes de especies para otras comunidades

Como resultado de eventos de sedimentación y resuspensión las algas de un

cuerpo de agua pueden pasar parte de su ciclo de vida en el plancton, el perifiton o el benton (Casco & Toja, 1994). Tanto la columna de agua como la superficie de un sustrato ofrecen condiciones totalmente diferentes de luz, oxígeno disuelto, disponibilidad de nutrientes y exposición al pastoreo. De esta forma, en un ambiente temporalmente variable, la migración y utilización de los distintos hábitats constituye una ganancia adaptativa (Hansson, 1996). La discontinuidad en la presencia de una especie en un hábitat debido a la ocurrencia de condiciones desfavorables, puede ser compensada con una continuidad estructural: la misma especie con otra forma y/o en un lugar diferente (Boero *et al.*, 1996).

Dado que la disponibilidad de luz es menor en el hábitat béntico, sería probable encontrar en él una reserva de especies involucradas en los estados turbios, tal como se indica en la hipótesis de este trabajo. Hansson (1996) señala que mantener una simiente y reclutar individuos a partir de ella, constituye una ventaja y por lo tanto entre las especies que poseen esta estrategia de vida deberían encontrarse aquellas que son frecuentemente dominantes. Varios autores han señalado que especies del fitoplancton causantes de floraciones tienen un ciclo de vida que incluye un estadio béntico: *Microcystis aeruginosa*, *M. viridis* y *M. wesenbergii* (Brunberg & Blomqvist, 2003), *Anabaena* spp. y *Gonyostomum semen* (Stähl-Delbanco & Hansson, 2002), otras especies de *Microcystis* y otras cianofitas (Stähl-Delbanco & Hansson, 2002; Stähl-Delbanco *et al.*, 2003). Incluso, Kingston *et al.* (1983) señalan que la mayor parte de las diatomeas normalmente consideradas como planctónicas en lagos podrían ser en realidad integrantes del benton que se encuentran en la columna de agua por accidente o porque cumplen parte del ciclo de vida en suspensión en el agua.

En el presente estudio, en efecto, los fitoplanctontes representativos de los ensambles turbios, *Planktolyngbya minor* y *P. microspira*, a los que se pueden sumar la presencia de numerosos acinetos pertenecientes a nostocales no identificadas (presumiblemente del género *Anabaena*) se hallan en los sedimentos durante todo el período de muestreo. Por otro lado, cabe señalar que *Microcystis aeruginosa*, anteriormente señalada como componente del fitoplancton en los estados turbios de lagunas pampeanas (Solari *et al.*, 2003) y que en el presente estudio es la dominante durante la fase de aguas claras, también cuenta con un inóculo en los sedimentos durante la fase turbia, evidenciando su capacidad de adaptación a diferentes condiciones en el ambiente. Estos hechos ponen de manifiesto que el hábitat de los sedimentos puede cumplir un rol como simiente tanto de especies fitoplanctónicas correspondientes a ensambles de aguas turbias como de aguas claras.

El fenómeno de “refugio” ha sido mejor estudiado con respecto a los organismos fitoplanctónicos que a los epifíticos (Hansson, 1992, 1996; Schindler & Scheuerell,

2002). En Lacombe se verifica para varias especies del epifiton. El *Complejo G.p-Gg.*, taxa clave de los ensambles de la fase turbia, constituye un ejemplo de estrategia de migración de un hábitat a otro, cambiando además su hábito de vida. Desde julio a octubre los organismos fijos a la superficie de macrófitas fueron pedunculados, en tanto que en los sedimentos se observaron individuos sin pedúnculo. Cambios en la forma de crecimiento ("growth form") desde formas móviles a pedunculadas y viceversa, han sido citados por Tuji (2000) en el caso de especies de *Cymbella* y *Gomphoneis*. Por otro lado, varias especies pertenecientes a ensambles epifíticos de la fase clara también se encuentran en los primeros muestreos en los sedimentos, siendo indetectables o raros en las muestras de epifiton: *Nitzschia amphibia*, *Rhopalodia gibba* y *Rhopalodia operculata*. También se hallan cigotas de *Spirogyra* a lo largo de todo el período de estudio, aunque en forma sumamente escasa.

La presencia de macrófitas con una abundante flora epifítica influye en la composición del fitoplancton al incorporarse al mismo individuos adheridos a las macrófitas. De esta forma, *Cyclotella meneghiniana* o las especies de *Ulnaria* también alcanzan la columna de agua. Sin embargo, al considerar la constancia en la presencia y la escasa variabilidad de la abundancia de estas especies en los sedimentos y las de otros taxa epifitos ya mencionados, cabe suponer que el epipelon es el que contiene la mayor reserva de individuos.

Hansson (1996) halla que el reclutamiento de organismos fitoplanctónicos desde los sedimentos es un fenómeno fundamentalmente litoral en el caso de lagos más profundos con estratificación térmica en verano. Estos sectores podrían ser importantes como simiente de especies de ensambles en la fase clara, dadas las mejores condiciones de luz en las zonas más someras. En Lacombe las diferencias en las densidades de organismos fitoplanctónicos y epifitos correspondientes a ensambles claros no muestran una relación marcada en este aspecto debido a su escasa profundidad. Sólo una mayor densidad de *Cyclotella meneghiniana* y de *Aphanocapsa holsatica* en ALr con respecto a los otros sitios en períodos de escasa abundancia en el epifiton y el plancton, respectivamente, podría señalar el mantenimiento diferencial en los sedimentos de las simientes entre zonas más cercanas a la orilla y las más profundas. Sin embargo, otras especies de ensambles de fase clara como *Rhopalodia operculata* e incluso *Nitzschia sigmaidea* presentan mayores densidades en los sitios con juncales durante el período turbio, es decir una mayor reserva de organismos en los sitios más profundos con menor disponibilidad de luz. Dada la mayor probabilidad de eventos de resuspensión y la ausencia de gradientes térmicos prolongados, es probable que en lagunas someras el fenómeno de reclutamiento ocurra en todo el cuerpo de agua.

En forma similar al presente estudio, Conde *et al.* (1999) también hallan un gran solapamiento de especies planctónicas y epipélicas pero lo atribuyen a la resuspensión de organismos desde los sedimentos y no a la utilización diferencial de los hábitats por parte de las algas. Por otro lado, Round (1957) indica que las especies planctónicas persistieron sólo por dos o tres semanas sobre los sedimentos, poniendo incluso en duda, la existencia de una simiente del plancton en el lecho de los lagos seleccionados. En nuestro caso, si bien en general se registra en los sedimentos que un alga en particular posee mayor abundancia cuando su densidad también es importante en el plancton o en el epifiton, la presencia de esa alga sólo en el epipelon a lo largo de varios meses indica la ocurrencia de inóculos.

Esta función de refugio de especies en situaciones desfavorables ha sido puesta en relieve dentro del marco teórico del acople ecológico ("*ecological habitat coupling*") particularmente desde el punto de vista de los organismos del plancton (Schindler & Scheuerell, 2002). Con base en los hallazgos realizados, en el presente estudio se puede considerar que también existe un acople ecológico similar. En Lacombe la mayor parte de los taxa planctónicos y epifíticos que son clave para la estructuración de sus comunidades, así como también varias especies acompañantes, que tienen su apogeo ya sea durante la fase turbia o la clara, conservan una reserva de individuos en los sedimentos. El reclutamiento a partir de este *pool* podría haber generado las poblaciones en el plancton y el epifiton (*Rhopalodia gibba*, *Rh. operculata*, *Cyclotella meneghiniana*), podría haber recuperado las poblaciones ya existentes en estas comunidades (*Planktolyngbya minor*, *Aphanocapsa holsatica*, *Tetraedron minimum*, *Nitzschia amphibia*) o conservado individuos para futuras recolonizaciones (*P. microspira*, *C. meneghiniana*, Complejo *G.p.-G. g.*).

Secuestro de nutrientes por parte del epifiton y el epipelon.

Los efectos perjudiciales del epifiton sobre las plantas sumergidas pueden ser compensados por el secuestro de nutrientes a partir de la columna de agua (Dodds, 2003) utilizables también por el fitoplancton (Cattaneo *et al.* 1998). Un desarrollo moderado del epifiton entonces, interfiere en el crecimiento de algas fitoplanctónicas evitando el sombreado consecuente sobre las macrófitas sumergidas. En un ambiente eutrófico, se desarrollan especies epifíticas químicamente dependientes de los nutrientes en el agua (Eminson & Moss, 1980). La marcada respuesta del fitoepifiton sobre el junco y las macrófitas sumergidas al incremento de fósforo reactivo soluble en octubre y noviembre constituye un indicio de esa dependencia.

Tanto el fitoplancton, como el fitoperifiton sobre macrófitas emergentes y sumergidas, explotan la misma fuente de luz y nutrientes, dándose entonces la competencia entre las dos taxocenosis (Sand-Jensen & Borum, 1991). Cabe preguntarse entonces, ¿por qué en Lacombe, frente al aumento de nutrientes en el agua en octubre, el fitoplancton no se desarrolló como lo hizo el epifiton? Durante la fase turbia, la principal interacción entre ambos sería la intercepción de la luz por parte del fitoplancton, antes de que alcanzara al epifiton. Sin embargo, la mayor presión de pastoreo con el aumento en la abundancia de cladóceros en el zooplancton (Ardohain, 2008), sumado al efecto de dilución del aumento del nivel del agua y el sombreado por las macrófitas en octubre, hacen disminuir la densidad total de los fitoplanctones. Las menores concentraciones de clorofila *a* activa en la columna liberan a los epifitos de una mayor limitación por la luz. Frente a una situación de competencia con el epifiton, el fitoplancton tiene condiciones desfavorables para su desarrollo. Más tarde, a partir de noviembre, a pesar de la disminución de la densidad de pastoreadores, su crecimiento puede haber sido controlado a través de la luz y el aumento de las tasas de sedimentación por los manchones más extensos de macrófitas. Los factores que mayor control ejercieron sobre el fitoplancton parecen ser entonces, el pastoreo y los efectos derivados de la presencia de las macrófitas sumergidas, más que la competencia por los nutrientes con el epifiton. Esta interacción sería intensa, sólo bajo una menor presión de pastoreo y ausencia o escasez de macrófitas, tal como se observa en una fase turbia. Sin embargo, a partir de lo observado en este trabajo y por otros autores (Hansson, 1992; Flöder *et al.*, 2006) durante ese estado, el fitoplancton se encuentra en ventaja dado que se halla en posición de interceptar primero la luz. Tal como postulan Flöder *et al.*, 2006, la competencia entre organismos de ambos compartimientos algales en ambientes eutróficos es asimétrica, dado que el efecto del fitoplancton sobre la disponibilidad de luz para las algas perifíticas es más importante que el secuestro de nutrientes por parte de estas últimas.

Con respecto al secuestro de nutrientes por parte del epipelon y que podría afectar al fitoplancton (Vadenbocoeur *et al.*, 2001), dada la escasa biomasa observada, este mecanismo probablemente influyó escasamente en la dinámica fitoplanctónica. Otros factores, que pueden influir en estas relaciones, tal como las variaciones de oxígeno disuelto o de pH, la presencia de partículas de materia orgánica o aquellas conteniendo hierro, el consumo por las macrófitas sumergidas y emergentes, además de la resuspensión y la entrada al cuerpo de agua por escurrimiento o por vía subterránea, probablemente tienen en Lacombe, durante el período de estudio, mayor relevancia sobre las dinámicas de las concentraciones de nitrógeno y el fósforo en el agua.

El epipelon y la estabilización de los sedimentos

La estabilización de los sedimentos a partir del desarrollo de *films* de diatomeas y cianofitas ha sido señalada en ambientes lénticos y en estuarios tanto en sustratos finos como arenosos (Paterson, 1989; Peterson, 1996). Dada la fisonomía simple y la escasa biomasa desarrollada por el epipelon durante el período de estudio, es probable que la estabilización de los sedimentos se debiera mayormente al efecto de las macrófitas sobre la resuspensión más que, tal como indica Paterson (1989), a la cohesión dada por la excreción de exopolímeros por parte de las algas bénticas.

Un aspecto interesante a destacar es que durante el muestreo realizado en 2005-2006 en la misma laguna, la formación de masas compactas de algas sobre los sedimentos constituidas por densas tramas de cianofitas filamentosas con gruesas vainas mucilaginosas tampoco contribuyó a estabilizar los sedimentos. En ese caso, los trozos de *film* se desprendían y flotaban por la formación de burbujas, arrastrando consigo porciones de sedimento suelto a la columna de agua.

LAS TAXOCENOSIS ALGALES y EL MODELO DE GOLDSBOROUGH & ROBINSON

Introducción

A nivel de cada comunidad, de acuerdo con los resultados obtenidos en los apartados precedentes, en el plancton y en el perifiton se observan patrones temporales ajustados a las variaciones en el estado de equilibrio en la laguna. En el sentido vertical estos patrones son cada vez menos marcados hasta que finalmente no se observan en el benton.

Estas dinámicas pueden ser explicadas en el marco del modelo conceptual de Goldsbrough & Robinson (1996). El modelo sopesa la importancia de las diferentes taxocenosis algales como componentes del sistema en función de sus contribuciones a la biomasa algal total. Para ello lleva a todos los aportes de las distintas comunidades a una misma escala para poder ser comparados: la biomasa por metro cuadrado de laguna.

La clorofila *a* ha sido ampliamente adoptada como método estándar para evaluar la biomasa algal (Hansson, 1988 b) y por lo tanto existen numerosos trabajos publicados para realizar comparaciones (Bourne, 2000). Sin embargo, en la mayor parte de los casos, los valores de concentración de clorofila se refieren a unidades no contrastables entre sí: volumen de la masa de agua para medidas de clorofila planctónica, de superficie o peso de la macrófita sustrato con respecto al epifiton, etc. Esto, unido a las dificultades que conlleva la evaluación de la biomasa epifítica tanto sobre macrófitas emergentes como sumergidas, probablemente ha generado que este modelo conceptual no haya sido extensivamente testado.

Así, son objetivos particulares de este apartado: 1) evaluar la biomasa algal total tomando en cuenta todos los compartimientos algales en una laguna pampeana y dar una estimación de la importancia relativa de cada uno, 2) analizar las distintas taxocenosis algales en el marco del sistema; 3) analizar los aportes de cada compartimiento a la biomasa algal total en el marco del modelo conceptual de Goldsbrough & Robinson (1996), y 4) comparar los resultados obtenidos con aquellos derivados de la Hipótesis de los Estados de Equilibrio Alternativos.

Resultados

Dinámica de la biomasa algal en los diferentes compartimientos

Las concentraciones de clorofila *a* activa por unidad de área lagunar correspondientes a cada una de las taxocenosis, así como también la biomasa algal total por unidad de área se muestran en la Tabla 1 junto con los promedios y desvíos estándar estimados para cada sitio.

La biomasa algal total por área de la laguna (Fig. 1a), dada por la suma de las concentraciones de clorofila *a* activa por m² del fitoplancton, epifiton y epipelon, fue similar en los sitios J y ALe durante todo el período (promedios: 199-233 mg/m²; Tabla 1). En cambio en ALr, desde noviembre hasta febrero y especialmente en junio, los valores fueron más elevados (promedio: 322 mg/m², devío estándar: 246 mg/m², Tabla 1). Estas diferencias no resultaron significativas ($p > 0,05$) cuando se las evaluó a través de un test ANOVA por rangos de Kruskal-Wallis (Tabla 2). En un gráfico de medias, error y desvío estándar, sin embargo, la biomasa algal total en ALr se manifestó en forma más variable que el resto de los sitios (Fig. 1 b).

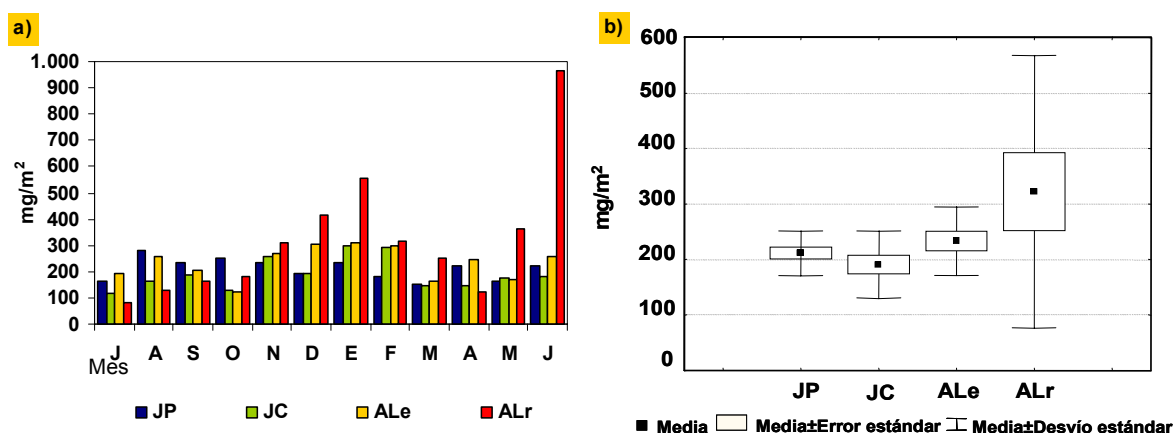


Fig. 1. Biomasa algal total por área de la laguna (mg clorofila *a* activa/m²). a) Valores en todos los sitios y fechas; b) media, error y desvío estándar considerando los valores de todas las fechas en cada sitio.

Siguiendo una dinámica similar a la concentración de clorofila *a* activa por volumen, la concentración del pigmento fitoplanctónico por área fue, en los sitios más profundos, más elevada durante los primeros tres meses y en noviembre (promedio: 106 mg/m²) (Fig. 2 a). Luego a partir de diciembre (o de enero en el caso de ALe) se registraron valores en un rango de 13 a 80 mg/m² (promedio 46 mg/m²). En ALr, debido a la menor longitud de la columna los valores en general fueron menores que

en el resto de los sitios pero presentaron aproximadamente las mismas variaciones (6 -87 mg/m², promedio: 28 mg/m²).

La dinámica de la concentración de clorofila *a* en el epipelon ya ha sido comentada precedentemente. En el presente apartado se utilizaron los mismos valores llevados desde las unidades µg/cm² a mg/m² (Fig. 2 b).

Los valores correspondientes al epifiton de junco fueron bajos en ambos sitios durante los primeros tres meses (promedio: 1 mg/m²) (Fig. 2 c). A partir de octubre y hasta febrero, en conjunción con un aumento de la densidad de ejes y de la concentración de clorofila *a* / cm² sustrato, los valores fueron más elevados en JC que en JP (JC: 33 - 125 mg/m², JP: 6 - 27 mg/m²). En marzo, la declinación de las macrófitas emergentes y de las comunidades epífitas relacionada con las precipitaciones extraordinarias de ese mes, provocaron que la concentración del pigmento disminuyera marcadamente en JC y ligeramente en JP. Posteriormente los valores variaron entre 6 y 26 mg/m².

La concentración por área de la clorofila *a* del epifiton sobre macrófitas sumergidas fue comparativamente más elevada en ALr que en los otros sitios (Fig. 2 d). Desde octubre a febrero, meses en que tuvieron mayor desarrollo las macrófitas, el promedio de concentraciones de clorofila *a* activa por área aumentó desde los sitios J a los AL (JP: 44; JC: 51; ALe: 75; ALr: 168; todos en mg/m²). En todos los puntos de muestreo los mayores valores durante el verano se registraron en enero, siendo en el caso de JC y ALe los máximos de todo el período de estudio. En junio, debido a la recuperación de los manchones de macrófitas, los valores volvieron a aumentar registrándose en el caso de JP (126 mg/m²) y en el de ALr (918 mg/m²) los valores máximos para estos sitios. Cabe mencionar que las muestras de diciembre y febrero, consideradas en otro análisis (Cano *et al.*, 2008) se excluyeron tratando como *outliers* a dichas concentraciones de clorofila *a* activa. Los valores elevados estimados en dichas oportunidades resultaron de la incorporación en las muestras de réplicas con trozos de plantas sumamente colonizados por epífitos y en estados fisiológicos que se desviaron marcadamente de las condiciones que se observaron, se encontraban la mayor parte de las plantas en la laguna. Las estimaciones utilizadas en el presente trabajo corresponden a réplicas que no presentaron estas condiciones. En las muestras de junio de ALr no se hallaron tales diferencias y por lo tanto se incluyeron en este análisis.

Las contribuciones de los diferentes compartimientos algales (Fig. 3, Gráficos izquierda) arrojaron un patrón temporal en el que los mayores aportes del fitoplancton se registraron en los tres primeros meses en los sitios J y ALe (35-70%). Tanto en estos puntos como en ALr, también se observaron elevadas contribuciones de la

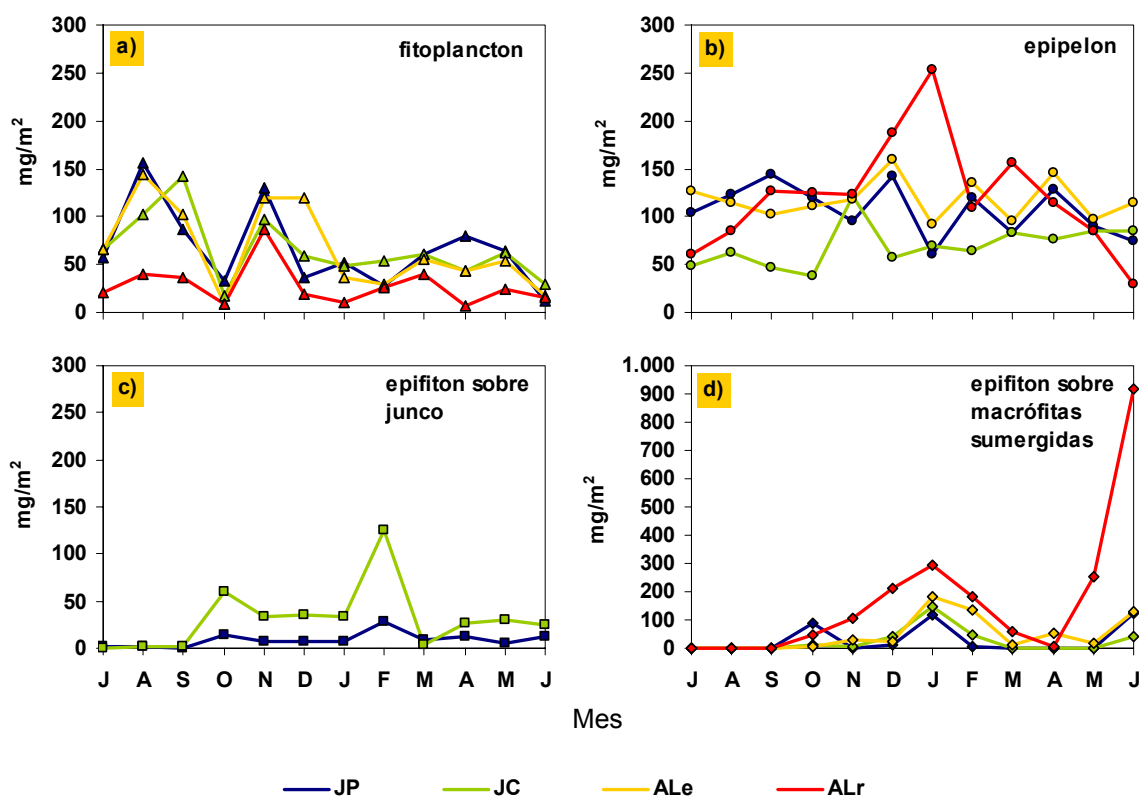


Fig. 2. Concentración de clorofila *a* activa por área de laguna de los diferentes compartimientos algales (mg/m^2). a) Fitoplancton; b) epipelton; c) epifiton sobre junco; d) epifiton sobre macrófitas sumergidas.

fracción epipélica, siendo la porción dominante en varias de estas ocasiones (28-65% sitios J y ALe; más de 70% en ALr). En octubre y, de diciembre a febrero, las contribuciones de la fracción epifítica fueron más elevadas en todos los sitios, especialmente en JC y en ALr debido a los elevados valores de la concentración de clorofila *a* del epifiton (35-60%). De marzo en adelante, las contribuciones del epipelton aumentaron en los sitios profundos (50-58%), aunque una tendencia al incremento del aporte del epifiton se registró luego, en conjunción con la recuperación de los manchones de macrófitas sumergidas y emergentes. En ALr, este período de predominancia epipélica estuvo seguido a partir de mayo de un nuevo lapso de mayores contribuciones del epifiton (70-88%).

Como se ha explicado en un apartado precedente, la clorofila *a* epipélica lleva incorporada en su variación, la dinámica del fitoplancton y el epifiton debido al material que sedimenta. Dado que se han discriminado las diferentes fracciones a través del cómputo del biovolumen de los aportes de las diferentes fracciones al epipelton, se utilizaron estos datos para ponderar la concentración de pigmento perteneciente a la fracción epipélica propiamente dicha.

Las tendencias observadas en los gráficos a la izquierda en la Fig. 3, se presentaron en forma más marcada cuando se consideraron los valores de

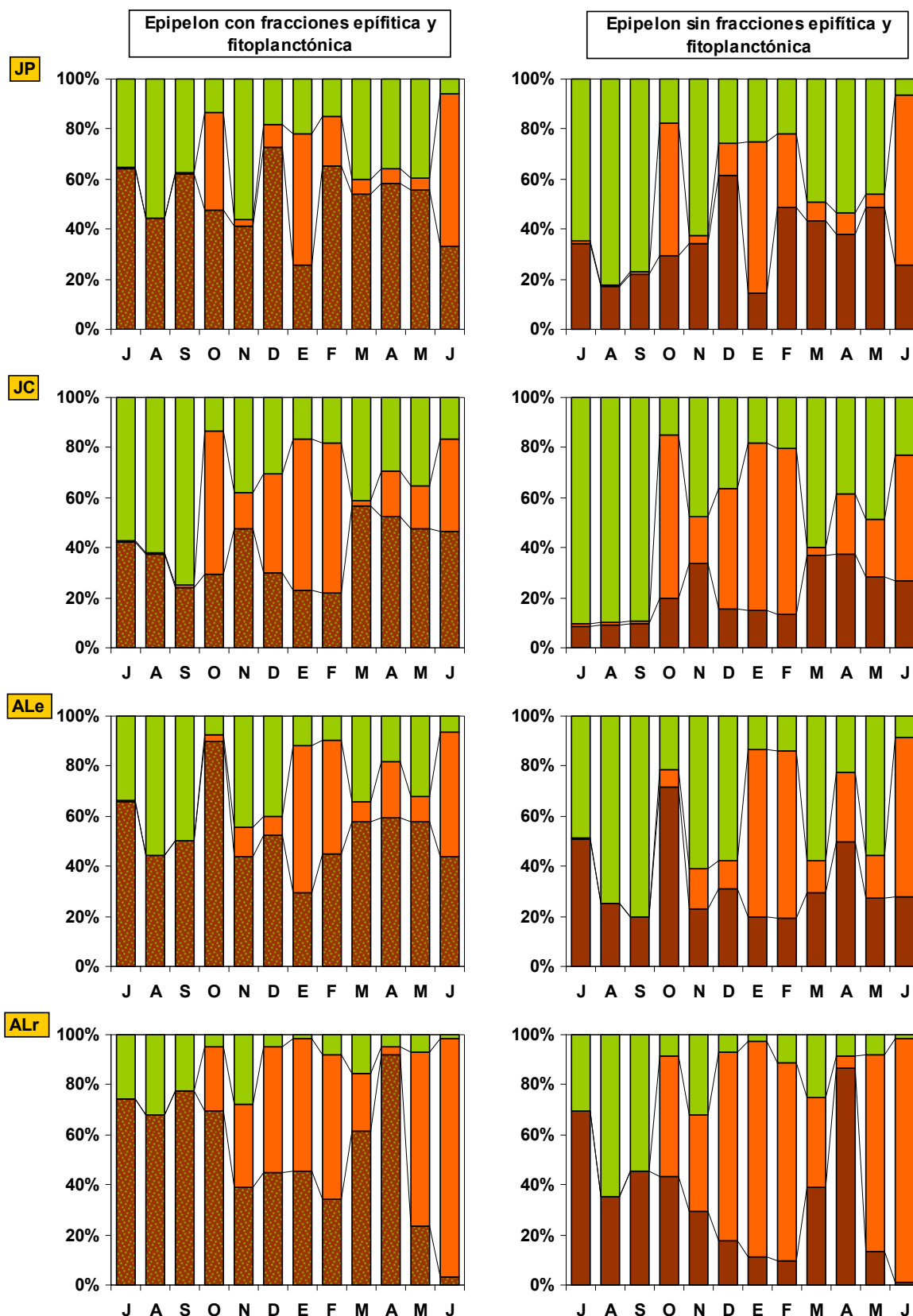


Fig. 3. Contribuciones de los compartimientos algales a la biomasa algal total (%). Porcentaje de la concentración total de clorofila *a* activa por área (mg/m^2) representado por el epipelon, el epifiton y el fitoplancton. **Gráficos izquierda:** contribución del epipelon incluyendo aquella de las fracciones epifítica y fitoplanctónica en el sedimento; **Gráficos derecha:** contribución del epipelon propiamente dicho. Colores: marrón=epipelon; naranja=epifiton; verde=fitoplancton. Eje de abscisas, todos los gráficos: letras iniciales de los meses de muestreo.

clorofila *a* activa correspondientes a la fracción epipélica propiamente dicha en el caso de los aportes del epipelon (Fig. 3, gráficos de la derecha). En particular, se manifestó más evidentemente la dominancia del fitoplancton en el primer período y una codominancia entre el fitoplancton y el epipelon en los sitios más profundos desde marzo hasta mayo. En ALr, sin embargo, la mayor contribución de la fracción epipélica continuó siendo marcada en este último período.

Dado que las variaciones en el epipelon quedan mejor descriptas cuando se discrimina a la fracción netamente epipélica, los análisis estadísticos siguientes así como también la discusión del presente apartado contemplan los resultados obtenidos a partir de ese conjunto de datos.

Utilizando los mismos métodos de comparación usados anteriormente, las diferencias espaciales y temporales de las contribuciones de las comunidades fueron evaluadas a través de análisis ANOSIM y ANOVA de una vía. El coeficiente *R* global resultó no significativo (ANOSIM 1. Tabla 3), en cuanto a las diferencias entre sitios y tomando en cuenta las biomásas de los tres compartimientos a la vez. En forma similar, en los test ANOVA de una vía calculados, con la biomasa epipélica y epifítica por separado, las diferencias entre sitios no resultaron significativas ($p > 0,05$). Sin embargo, el ANOVA y los *tests post-hoc* realizados con los datos de biomasa fitoplanctónica indicaron que los valores de ALr fueron significativamente diferentes a los de los sitios profundos (Tabla 4). Estas diferencias en cuanto al fitoplancton se deberían a que en la variable se está incorporando el efecto de la profundidad de la columna.

Una tendencia temporal moderadamente marcada, relacionada con las fases contrastantes en la laguna también fue hallada cuando se evaluaron las biomásas de las tres compartimientos a través de un análisis ANOSIM, excluyendo como en casos anteriores, las muestras de octubre y noviembre (ANOSIM 2. Tabla 3). Como era esperable, esta tendencia resultó más fuertemente marcada cuando en un tercer análisis ANOSIM, se volvieron a evaluar estas diferencias excluyendo esta vez a los valores del epipelon propiamente dicho, además de las muestras de octubre y noviembre (ANOSIM 3. Tabla 3). En forma congruente con los resultados obtenidos anteriormente, la biomasa del epifiton y el fitoplancton tendieron a experimentar cambios en forma concordante con el pasaje de fases en la laguna. En contraste, las variaciones del epipelon propiamente dicho no estuvieron relacionadas con estos cambios.

Discusión

La biomasa de los compartimientos algales en Lacombe

El trabajo de Conde *et al.* (1999) constituye uno de los escasos ejemplos de publicaciones en los que se indican valores de biomasa algal por área en un cuerpo de agua. Estos autores estiman en una laguna salobre costera, Laguna de Rocha (Uruguay), que la biomasa epipélica y episámmica comprende en promedio un 95,6% de la biomasa algal, comparada con un 4,4% de contribución dada por el fitoplancton.

En Lacombe la biomasa fitoplanctónica fue mayor que aquella hallada por Conde *et al.* (1999), especialmente en los sitios más profundos. Por otro lado, los valores medios relativos al epipelon son escasamente superiores en los sitios expuestos (JP y ALe) y en ALr, y menor en el el juncal central JC, con respecto a las medidas de estos autores. Las mayores diferencias entre los valores estimados en ambos trabajos se observan con respecto al epifiton. Mientras que las contribuciones de esta taxocenosis fueron insignificantes en el estudio de Conde *et al.* (1999), en Lacombe el epifiton constituye uno de los compartimientos que mayores aportes tuvo, en particular durante la fase clara de la laguna.

Las diferencias en los resultados de ambos trabajos se deberían a las características netamente distintas de ambos cuerpos de agua. Sin embargo, un análisis más profundo reveló algunas semejanzas. El trabajo de Conde *et al.* se llevó a cabo en puntos de muestreo cercanos a la orilla, por lo que era esperable un efecto relacionado con la escasa profundidad. Cuando se analizan los datos obtenidos en la laguna Lacombe en el sitio más litoral ALr, los resultados son más semejantes. La biomasa del fitoplancton en promedio es menor que la del epipelon, aportando sólo un 19% de la biomasa promedio dada por los compartimientos epipélico y planctónico en conjunto. Además, en condiciones en las que las macrófitas emergentes y/o sumergidas fueron escasas, como en el caso de Conde *et al.* (1999) y en los períodos de muestreo julio-septiembre y marzo-abril del presente trabajo, las contribuciones dadas por el epifiton fueron sumamente bajas. Estas observaciones se corresponden con lo observado por Vadeboncoeur *et al.* (2002) en cuanto a una relación entre una profundidad escasa y una mayor contribución de las comunidades bénticas frente a la del fitoplancton.

Esta relación podría haber sido aún más marcada en el caso de la presente investigación si se considera una fuente de variación que probablemente condujo a la subestimación de la biomasa del epifiton sobre macrófitas sumergidas (ver Material y

métodos, sección “Epifiton sobre macrófitas sumergidas”). Por lo tanto, la contribución del epifiton podría haber sido mayor a la estimada. Cálculos realizados con datos obtenidos posteriormente en otra laguna, La Rosita, resultaron en algunas ocasiones en valores más elevados que los observados en Lacombe (por ejemplo: 1.900-3.280 mg/m²). Esto indica no sólo que una macrófita sumergida, en ese caso *Ceratophyllum demersum*, puede soportar la colonización por una gran biomasa de epifitos, sino también y tal como indican Strayer & Likens (1986), la exclusión de las algas del perifiton en estudios limnológicos significa desestimar gran parte de la producción primaria en un cuerpo de agua.

Ajuste del modelo Goldsbrough & Robinson a la dinámica de los compartimientos algales en Lacombe

De acuerdo con los resultados obtenidos, se estableció la ocurrencia de dos estados durante el período de estudio según la dominancia de una u otra taxocenosis.

Estado Lake State (predominancia del fitoplancton):

Durante los tres primeros meses, la dominancia está dada por el fitoplancton aportando entre un 65 al 90% de la biomasa algal total en JP, JC y ALe. En ALr, las contribuciones del epipelon son también elevadas comprendiendo entre el 36 y el 78%. Tanto el efecto del aumento del nivel del agua como los incrementos en la biomasa de fitoplancton se observan especialmente de julio a agosto en los sitios AL, cuando los aportes del epipelon disminuyen (ALe: 50→25%; ALr: 78→35%). Durante este período se observan características ambientales propias de un estado *Lake State*: columna de agua inestable, concentraciones de nutrientes relativamente elevadas, plantas sumergidas presentes en forma dispersa, y a partir de agosto, mayor nivel hidrométrico. A diferencia de Conde *et al.* (1999) que consideran que las algas halladas en el fitoplancton de la Laguna de Rocha provienen del epipelon por resuspensión (y por ello contemplan la ocurrencia de un estado *Dry State*: predominancia del epipelon), en el caso de Lacombe este período está claramente caracterizado por el crecimiento de algas planctónicas. Así, las condiciones ambientales halladas favorecen el crecimiento de *Planktolyngbya minor*, *Aphanocapsa holsatica*, *Planktolyngbya microspira* y *Oocystella parva* especies que dependerían de condiciones de turbulencia en la columna para mantenerse en suspensión.

En forma similar a los resultados de los apartados precedentes, los fenómenos hallados en ALr se desvían de lo observado en los otros sitios. Las condiciones

particulares dadas en este punto de muestreo en julio pueden considerarse como pertenecientes a un estado *Dry State*, dado por el predominio del epipelon sobre el resto de las taxocenosis. Sin embargo, los valores de biomasa similares a los de los otros sitios y fechas, es decir, el escaso desarrollo del ensamble, lleva a considerar que se trata de un efecto de la escasa columna de agua que limita la importancia del fitoplancton.

Estado Open State (predominancia del epifiton):

Desarrollado desde diciembre a febrero y en junio en los sitios J y ALe. En ALr, este período abarca además el mes de mayo. Los máximos porcentajes de contribución del epifiton varían entre 67 y 98% de la biomasa algal. La predominancia epífita se relacionó con las coberturas de macrófitas sumergidas y densidades de junco más elevadas, concentraciones de nutrientes menores en el agua, biomasa menos desarrollada del fitoplancton y por lo tanto transparencia más elevada y una columna de agua menos turbulenta que en el estado anterior.

Los sitios expuestos JP y ALe presentan ciertas diferencias con respecto a JC y ALr, especialmente en diciembre (también en febrero en JP) registrándose aportes más bajos por parte de los epifitos (12-16% en diciembre, 28 % en febrero en JP). Probablemente estos resultados estén relacionados con la mayor inestabilidad de la columna en los sitios expuestos. No obstante, han de tenerse en cuenta las concentraciones de clorofila de macrófitas sumergidas descartadas en el análisis por constituir *outliers*. Las mismas dan cuenta de que en estas mismas fechas también había plantas extremadamente colonizadas por epifitos en estos sitios.

Un fenómeno observado en el campo en febrero pero que no se refleja en las concentraciones de clorofila *a* activa del epifiton, es la formación de masas pequeñas de filamentos de zignematales que se desprenden a partir de las macrófitas conformando una biomasa de origen perifítico (metafiton *sensu* Goldsborough & Robinson, 1996). Este crecimiento es interrumpido por las precipitaciones extraordinarias en marzo y las perturbaciones derivadas del evento (principalmente aumento del nivel del agua y dilución de los nutrientes). Probablemente, si las condiciones climáticas hubieran continuado sin cambios, se hubiera alcanzado un estado *Sheltered State* por la predominancia de metafiton (*sensu* Goldsborough & Robinson, 1996). No obstante, luego de un período de transición, el estado *Open State* se reestablece tras la recuperación de los manchones de macrófitas hacia el final del período. El incremento en la contribución del epifiton en ALr a partir de mayo se relaciona con el desarrollo de las plantas, más temprano en ese sitio.

Períodos de transición

En el marco del modelo conceptual de Goldsbrough & Robinson se pudieron distinguir dos períodos con características transicionales relacionados con los eventos de lluvias de octubre y marzo.

El primero abarca octubre y noviembre. En el primer mes se observa una tendencia hacia la predominancia del epifiton tanto en los sitios J como en ALr. En contraste, en ALe la las algas epipélicas propiamente dichas tienen su mayor aporte. Cabe destacar que en esta ocasión se registran contribuciones moderadamente elevadas del epifiton sobre junco en los sitios J y del epifiton sobre las plantas sumergidas en JP y ALr. En ALe en cambio, la contribución del epifiton recién se incrementa en enero (aunque como se indicó antes se encuentran algunos ejes densamente colonizados ya desde diciembre). El patrón vuelve a cambiar en noviembre con la disminución de los aportes del epifiton sobre junco y las macrófitas sumergidas y el incremento en la concentración de clorofila *a* fitoplanctónica. Este fenómeno es más marcado en los sitios más profundos que en ALr. De esta forma se observa que el estado *Open State* tiende a establecerse desde un principio en octubre, impulsado por el crecimiento de sustrato para los epifitos y el mejoramiento de las condiciones lumínicas en la columna relacionado con la perturbación del fitoplancton por los efectos directos e indirectos de las plantas (sombreado, menor turbulencia, refugio para pastoreadores, etc.) y el efecto de dilución del aumento del nivel hidrométrico. Por otro lado se evidencia, también, que otros factores pueden alterar la dirección de los cambios. Por ejemplo, el pastoreo sobre el epifiton determina la selección de ciertas especies resistentes a este factor, resultando además en una disminución de la biomasa (en términos de concentración de clorofila) en el epifiton y el consecuente incremento del aporte de las otras taxocenosis.

El segundo período comprende desde marzo hasta mayo en los sitios más profundos y hasta abril en ALr. La retracción de los manchones de macrófitas, relacionada con los aumentos del nivel del agua, reduce la superficie de este sustrato. Los incrementos en la superficie disponible por eje de junco no alcanzan para igualar los efectos de esta reducción, además de que al ser una etapa de colonización de sustrato libre implica una primera fase de menor biomasa. En los sitios más profundos se observa una tendencia a la predominancia del fitoplancton (por el efecto de una mayor altura de la columna de agua) pudiéndose considerar entonces, como un estado *Lake State*. Sólo en algunos casos se da la codominancia fitoplanctónica con el epipelon (por el mejoramiento en las condiciones de luz en el fondo). En ALr, en cambio, la dominancia del epipelon es marcada, a pesar de registrarse valores similares a los de los meses anteriores. Es decir, la biomasa del epipelon no varía

aunque sí lo hace la del fitoplancton y la del epifiton. En virtud de que estos aportes están dados por la fracción epipélica propiamente dicha se puede considerar la ocurrencia de un estado *Dry State* en la zona litoral, especialmente en abril. En contraste con lo propuesto por el modelo de Goldsbrough & Robinson, en el cual este tipo de estado se desarrolla cuando el nivel hidrométrico es menor y por lo tanto la luz penetra hasta el fondo, en Lacombe este estado se estaría considerando en ocasiones con los mayores valores registrados de alturas hidrométricas y transparencia. Esto subraya la importancia de la luz como factor influyente sobre las algas bénticas, siendo la altura hidrométrica, las macrófitas sumergidas y emergentes y las partículas en suspensión las moduladoras de ese factor.

La dominancia epipélica en los estados *Dry State* anteriormente considerados (julio, marzo-abril, en ALr) tiene la particularidad de haberse producido por la disminución de la biomasa de las otras taxocenosis, pero no por haber involucrado un aumento neto de la biomasa epipélica propiamente dicha. De hecho durante el período de estudio esta biomasa fue la que menos varió, aún en el sitio ALr. El modelo G&R solamente establece “estados” según la predominancia de uno u otro compartimiento algal por lo que en el sentido estricto del esquema estas condiciones de corte local (dado que se observaron en la parte litoral) deberían considerarse como *Dry State*. Cabe señalar, sin embargo que no constituyen situaciones típicas de ese estado señaladas por el modelo.

Investigaciones realizadas con posterioridad en la laguna, durante febrero y marzo de 2005-2006 aportaron datos en relación a un estado *Dry State* tal como establece el marco conceptual de Goldsbrough & Robinson. En esas oportunidades se registró una proliferación de algas epipélicas desde las zonas litorales hasta las moderadamente profundas (Fig. 4., datos no publicados). Dado que el nivel hidrométrico fue marcadamente bajo, en el sitio ALr no hubo agua y no se pudieron tomar muestras de ese sector. Sin embargo, las concentraciones elevadas de clorofila *a* epipélica por encima de los 250 mg/m² obtenidas en los sitios J en condiciones de menor disponibilidad de luz indicaron que incluso el fenómeno podría estarse desarrollando hasta los sectores más profundos. Las condiciones que en ese momento se registraron fueron acordes con lo señalado en el modelo de Goldsbrough & Robinson: altura hidrométrica escasa, con penetración de la luz hasta el fondo, concentraciones de nutrientes relativamente escasas en la columna de agua, y presencia de macrófitas sumergidas en forma dispersa. En la orilla, dos tipos de ensambles pudieron ser discriminados entonces, uno formado por matas filamentosas de *Spirogyra* sp. y otro dado por placas de plocon de *Lyngbya* sp. (datos no

publicados). Estas observaciones demostraron que el desarrollo del epipelon es potencialmente superior al registrado en el presente estudio y señalan la posibilidad de hallar un estado *Dry State* tal y como establece el modelo.



Fig. 4. Proliferación de *Spirogyra sp.* Zona de orilla. Estado *Dry State*. Lacombe, febrero 2006.

Semejanzas y diferencias entre el modelo Goldsborough & Robinson y la Hipótesis de los Estados de Equilibrio Alternativos.

En función de los datos obtenidos se pueden discriminar en el contexto de ambos modelos dos estados bien delimitados y concordantes: Estado *Lake State*-Estado de Aguas Turbias (LS-AT) y Estado *Open State*-Estado de Aguas Claras (OS-AC). La congruencia entre modelos también se observa en cuanto a la ocurrencia de los períodos transicionales: octubre-noviembre y marzo-mayo.

Las similitudes entre los estados bien definidos de ambos esquemas son debidas a que directamente o indirectamente están basadas sobre las mismas variables. Es decir, durante el período LS-AT el componente principal es el fitoplancton, en tanto que en el período OS-AC el componente más importante es el epifiton, el cual refleja la importancia adquirida por las macrófitas sumergidas. Esto también sería cierto en el caso del primer período transicional, cuando las macrófitas adquieren un mayor desarrollo, y por lo tanto sus epifitos, en contraposición con el fitoplancton que se torna escaso.

En contraste, durante el segundo período transicional ambos modelos divergen. Mientras en la Hipótesis de los Estados de Equilibrio Alternativos se considera la posibilidad de una oscilación del sistema alrededor de un estado de aguas claras, o en función de los cambios operados en el fitoplancton también se toma en cuenta la probabilidad de ocurrencia de un estado “*mixed phytoplankton*”; en el modelo de

Goldsborough & Robinson se evalúa la ocurrencia simultánea de un *Lake State* desde las zonas más profundas hasta un *Dry State* en la zona cercana a la orilla. Estas interpretaciones diferentes surgen en concordancia con la adquisición de una mayor importancia por parte del epipelon, comunidad no contemplada dentro de la hipótesis de Scheffer *et al.* (1993).

DISCUSION FINAL

La Hipótesis de los Estados de Equilibrio Alternativos (HEEA) y el modelo conceptual de Goldsborough & Robinson (G&R): una interpretación complementaria desde el punto de vista de las taxocenosis algales.

Los estudios de pasaje de estados de equilibrio en ecosistemas son importantes como complemento en investigaciones comparativas y experimentales así como también en la modelización, pues proveen de información acerca de procesos a escalas temporales y espaciales amplias que no pueden ser analizadas a escala experimental (Hargeby *et al.*, 2004). En este sentido, la presente investigación no sólo constituye un estudio referido al pasaje de estado en una laguna, sino también establece la posibilidad de hallar diferentes estados a un nivel de escala menor, en el seno de las diferentes comunidades.

Como se ha mencionado precedentemente, la perspectiva adoptada por la Hipótesis de los Estados de Equilibrio Alternativos (HEEA) pone su mayor énfasis en el resultado de diferentes perturbaciones generadas por factores externos (carga de nutrientes, cambios en el nivel hidrométrico, tormentas, contaminación, etc.) en las interacciones tanto *bottom-up* como *top-down* que incluyen nutrientes, el plancton, las macrófitas sumergidas y los peces. Es decir, procesos que ocurren mayormente en la columna de agua. Sin embargo, la importancia y la naturaleza de las relaciones entre los hábitats pelágicos y bénticos determinan en parte cuál será el efecto neto de una perturbación (Vadeboncoeur *et al.*, 2002). Si se amplía la escala para incluir a las comunidades perifíticas se obtendrá, tal como en el presente trabajo, una mejor comprensión de los flujos de energía y nutrientes en los cuerpos de agua permitiendo mejorar la habilidad de predecir en estos sistemas, los efectos de las perturbaciones (Vadeboncoeur *et al.*, 2001).

Los modelos son simplificaciones de la realidad utilizados para explicar y describir estructuras y procesos de un sistema. Como tal, la HEEA goza de una simplicidad que la hace fácilmente comprensible y muy útil en relación a la restauración de los cuerpos de agua (Sunding *et al.*, 2004). Sin embargo, esta simplicidad ha sido criticada por Golterman (2002), quien aduce entre otras cosas, que el modelo se basa en expresiones matemáticas simples (ecuaciones de Monod) las cuales operan con constantes que no están bien definidas (por ejemplo, constante C2 relacionada con la capacidad de carga del sistema) o a las que no se le han otorgado

cantidades concretas. También señala que en realidad los estados estables que se consideran en la hipótesis no son tales, ya que en las simulaciones que Golterman realiza, si bien la biomasa de las macrófitas sumergidas se asintotiza con el tiempo, la del fitoplancton sigue variando no llegando a una situación estable en ningún momento. Mas allá de las críticas a la parte matemática del modelo y las simplificaciones que conlleva representar un sistema complejo en un conjunto de ecuaciones, la hipótesis posee un marco conceptual que se ajusta a varias situaciones observadas en el campo.

Existen numerosos trabajos acerca de los estados turbios y claros registrados en diferentes lagos someros (ejemplos de dichos trabajos se encuentran en las páginas de internet del NERI Lake Group (2008) y de la Resilience Alliance (2008) entre otros), e incluso en un mismo cuerpo de agua, entre zonas de manchones de macrófitas y de aguas libres (Scheffer, 1998, Van Nes *et al.*, 2002, Dokulil & Teubner, 2003; etc.). En el presente trabajo, el patrón temporal de alternancia de estados en la laguna es seguido internamente por las comunidades que se hallan más cercanas a la superficie: el fitoplancton y el fitoperifiton. Ambas varían su estado en coincidencia con el cambio de fases contrastantes de la laguna. Incluso, el fitoplancton habría alcanzado un tercer estado de “mixed phytoplankton” si se consideran las variaciones generadas a partir de las perturbaciones de marzo. Sin embargo, este patrón temporal no se vislumbra al considerar las taxocenosis en el gradiente vertical de profundidad, alcanzándose una situación de estado único en el epipelón a lo largo de todo el período. Sólo se observan cambios en este último compartimiento algal cuando las condiciones en Lacombe cambian drásticamente a una situación no contemplada por la HEEA (muestreos 2005-2006), cuando ni las macrófitas ni el fitoplancton son dominantes y por lo tanto los estados tal como han sido definidos no se ajustan a dicha situación. Al contrario, bajo el marco conceptual G&R, que considera a las comunidades relacionadas a un sustrato, esta situación puede ser considerada como un estado “*Dry state*”.

Una ventaja del modelo G&R es que compara dinámicas de organismos con similares tasas de crecimiento y de asimilación de nutrientes. En contraste, la HEEA contrapone al fitoplancton frente a las macrófitas sumergidas, dos tipos de organismos que operan a escalas espaciales y temporales totalmente diferentes. Ésta, también ha sido una de las críticas de Golterman (2002) al modelo de Scheffer *et al.* (1993).

Por otro lado, en el modelo G&R los compartimientos algales se analizan en forma separada uno del otro. Al cotejar las dinámicas de las distintas taxocenosis en el presente trabajo se observan las estrechas relaciones que mantienen entre sí los organismos integrantes, utilizando los diferentes hábitats del ambiente lacunar según

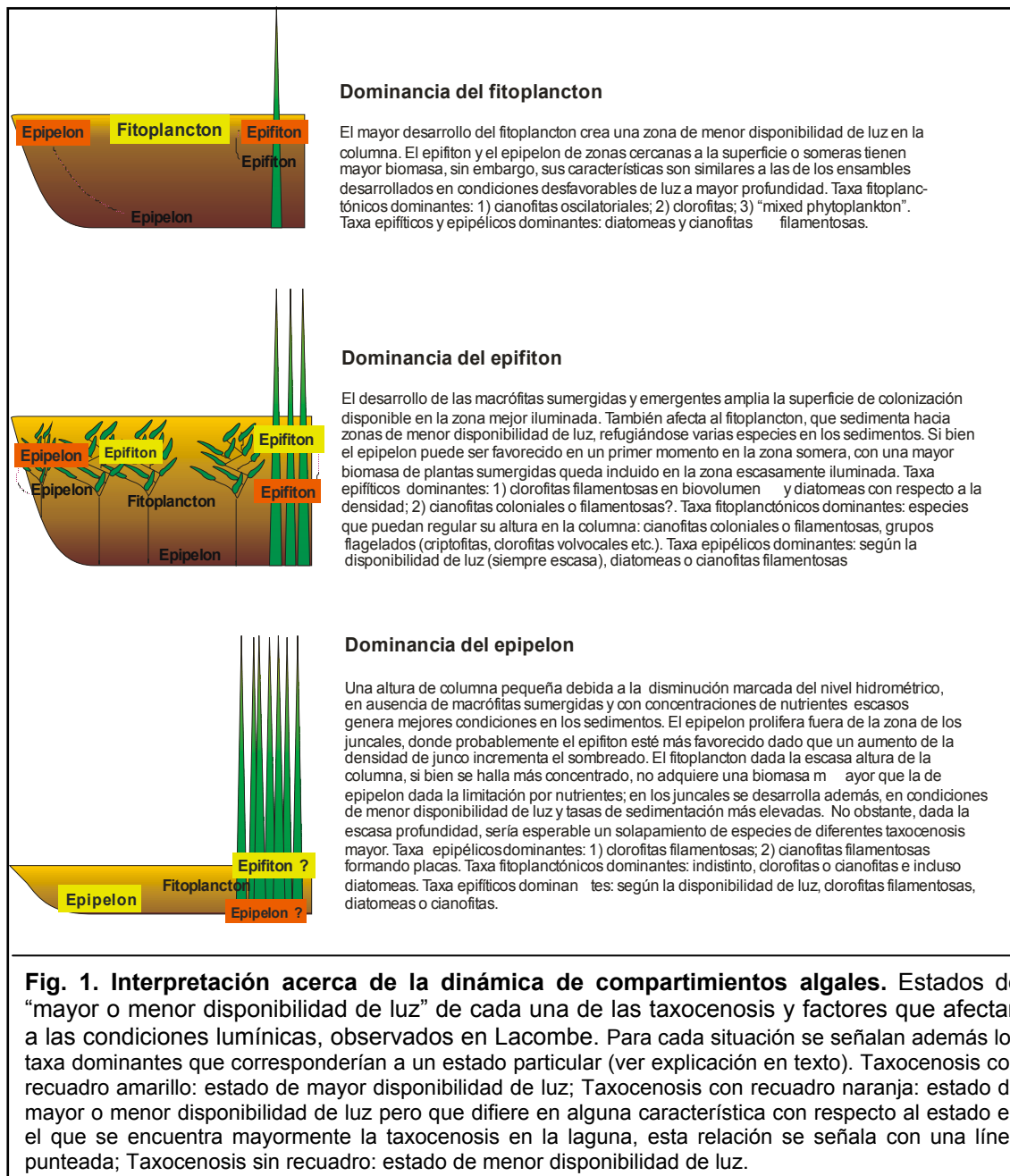
sus necesidades y preferencias. Esto apoya lo señalado por Boero *et al.* (1996) con respecto a que el plancton y el bentos no son independientes y, por lo tanto, no deben ser estudiados como unidades discretas. En forma extensiva esta afirmación también resultaría cierta en el análisis del total de las comunidades algales.

Cuando dentro de un esquema de interpretación se consideran los compartimientos algales y sus interrelaciones, las perturbaciones generadas por las macrófitas sumergidas sobre las algas no parecen ser diferentes que aquellas generadas por macrófitas emergentes y flotantes, el aumento del nivel hidrométrico o una mayor turbidez inorgánica. Todos estos factores afectan directamente a la penetración de la luz en el agua, generando variaciones en su disponibilidad. En el caso de los dos primeros factores también lo hacen indirectamente a través de la modificación de las tasas de sedimentación de las partículas suspendidas. El único efecto exclusivo de las macrófitas sumergidas que no podría igualarse, sería el de la producción de sustancias alelopáticas que plantea un escenario de interacción directa entre macrófitas y algas. Como se ha mencionado anteriormente, las pruebas acerca de este efecto son contradictorias, indicándose que en un ambiente lacustre esta interacción afectaría mayormente a los epífitos en estrecho contacto con la planta que al fitoplancton alrededor (Hilt, 2006). Tal como se ha planteado anteriormente, este tipo de interacción pareció darse entre *Myriophyllum quitense* y el epifiton creciendo sobre éste.

En el presente trabajo el factor con el que mayormente se relacionan las variaciones en las ensambles algales estudiados es la disponibilidad de luz a diferentes niveles de la columna. Así, los factores mencionados en el párrafo anterior podrían determinar qué tipo de estado adquirirá la taxocenosis que se desarrolle en un hábitat. Esto ocurriría siempre y cuando otros factores como la concentración de nutrientes no sean también limitantes, como por ejemplo en ecosistemas ultra a oligotróficos, muy diferentes al nivel de eutrofia que suele presentar una laguna pampeana (Quirós *et al.*, 2005).

Quizás entonces, la interpretación de la dinámica de los compartimientos algales en ambientes eutróficos someros podría focalizarse en la distinción de estados según una menor o una mayor disponibilidad de luz para cada compartimiento, independientemente de cuál sea el factor que cause las variaciones lumínicas. Tomando el concepto de alternancia de estados de la HEEA, las taxocenosis en Lacombe varían entre estados desarrollados en mejores condiciones de luz (amarillo) o bien, en peores condiciones de luz (negro) dándose situaciones intermedias en las que algunas características de los ensambles varían pero la esencia del estado mayormente representado en el sistema no cambia (naranja) (Fig. 1). Así, y tal como

describe el modelo G&R en una situación dada, alguno de los compartimientos algales predominará sobre los otros, hallándose en un estado “de mayor disponibilidad de luz, en una “zona iluminada” y otros menos favorecidos en un estado “de menor disponibilidad de luz”, en una “zona oscura”, lo cual se irá alterando conforme cambien dichas condiciones y las interacciones que se susciten entre los compartimientos algales.



En este esquema de interpretación, en el cual cada compartimiento presenta un estado de equilibrio determinado, el caso particular de una fase “mixed phytoplankton” planteada por Scheffer (1998) o las diferentes fases señaladas por Moss (1994) podrían considerarse como uno de los estados “de mayor disponibilidad de luz”

posibles dentro del fitoplancton. La diferencia entre desembocar en un estado u otro dependerá de otros factores como por ejemplo la disponibilidad de nitrógeno o el tamaño de los pastoreadores (Carpenter, 1992). De la misma forma puede plantearse que el estado alcanzado por el epifiton en condiciones de mayor disponibilidad de luz podría haber sido otro, por ejemplo dominado por cianofitas filamentosas o coloniales que hubieran dado una fisonomía totalmente diferente a la comunidad. De hecho, este fenómeno sí se registró en el caso del epipelon. Frente a condiciones de mayor disponibilidad de luz en los muestreos 2005-2006, los dos tipos de ensamblajes hallados, tramas compactas de filamentos rastreros de *Lyngbya* sp y largos filamentos erguidos de *Spirogyra* sp., podrían ser considerados como dos estados diferentes.

La posibilidad de la existencia de más de un estado según las especies dominantes ha sido planteada a nivel sistema en un artículo relativamente reciente por Scheffer & Van Nes (2007). Dicha observación tiene su raíz en el establecimiento de la ocurrencia de un tercer estado de equilibrio en lagunas someras tropicales dominado por macrófitas flotantes (Scheffer *et al.*, 2003). Estos autores señalan que considerar a todas las macrófitas sumergidas dentro de un mismo grupo o a todas las especies del fitoplancton en otro (por ejemplo, *Potamogeton* sp., *Chara* sp. entre las macrófitas; y clorofitas y cianofitas en el fitoplancton) es una simplificación y probablemente cada situación dominada por unas u otras especies corresponde a un estado de equilibrio diferente. En este sentido, los estados de equilibrio considerados en el caso del epifiton y del epipelon en Lacombe se corresponden con estas observaciones.

Estos cambios en la dominancia de la biomasa de los diferentes compartimientos algales podrían tomarse como compensatorios unos con otros, considerándose simplemente que se trata de una relocalización de la biomasa algal. En este sentido, el resultado siempre sería la estabilización de la biomasa algal total en el cuerpo de agua. Las ligeras variaciones de esta variable obtenidas en Lacombe en los sitios más profundos pueden señalar un fenómeno de este tipo. Sin embargo, en el sitio litoral la biomasa del epifiton constituye uno de los compartimientos que mayor biomasa alcanza debido a la mayor cantidad de superficie colonizable sobre la que se puede desarrollar, indicando que no se trata simplemente de una relocalización.

Aún en el caso en que la cantidad de biomasa de una u otra taxocenosis se compensara no significando un cambio neto en la biomasa algal total, a nivel sistema la predominancia de cada una implica alteraciones en las rutas de los flujos de energía, por ejemplo, a lo largo de las redes tróficas del sistema (Vadeboncoeur *et al.*, 2001). Es decir, una taxocenosis no es equivalente a otra, a pesar de estar constituidas por organismos emparentados y de mantener y compartir la dinámica poblacional de numerosas especies entre ellas.

En este sentido y resaltando especialmente la importancia del compartimiento béntico en el contexto del sistema, un cuerpo creciente de evidencias indica que una amplia variedad de ecosistemas están subsidiados por flujos de energía y materiales provenientes de otros sistemas espacialmente diferentes (Polis *et al.* 1997). Schindler & Scheuerell (2002), además de Odum (1980) y Margalef (1980) indican que la dinámica entre los compartimientos pelágicos y los bénticos suele estar dominada por la porción que, haciendo un balance, dona energía y materia al otro compartimiento. En el caso de los lagos someros y pequeños, el flujo de ambas tendría una dirección neta béntico → pelágica, siendo más intensas las interacciones cuanto más pequeño y somero es el cuerpo de agua.

En Lacombe el flujo de materia desde los sedimentos hacia otros hábitats es evidente con respecto a los organismos algales dado que el epipelon contuvo una reserva importante de organismos a partir de la cual pudieron repoblarse otras comunidades en el momento propicio. En los sedimentos, además, se halla una mayor reserva de fósforo, que está directamente relacionada con el aporte por parte de las macrófitas, pero también con el crecimiento de las mismas, lo cual señala la circulación de este nutriente hacia la columna. Estas influencias desde los sedimentos hacia el agua, no hacen más que subrayar la participación de este compartimiento en la dinámica de la laguna, generalmente relegado en las investigaciones limnológicas.

CONCLUSIONES



“Epifiton arquitectónico”

Revestimiento, calado en yeso,
modificación de la foto de portada

ESTADOS DE EQUILIBRIO ALTERNATIVOS EN LA LAGUNA LACOMBE

El establecimiento de la ocurrencia de diferentes estados de equilibrio es esencial para poder caracterizar luego a las comunidades estudiadas en relación a estos.

Dadas las características mostradas por las variables físicas y químicas del agua así como aquellas relacionadas con las macrófitas sumergidas y el fitoplancton, la laguna Lacombe es similar a otras lagunas pampeanas. En ella, las variaciones temporales son más marcadas que las espaciales (tanto en el sentido vertical como el horizontal), sugiriendo que las perturbaciones afectan a las comunidades y al ambiente físico-químico en forma similar en todos los puntos de muestreo.

Con base en las evidencias reunidas acerca de cambios en los mecanismos de estabilización, el registro de cambios en el estado de la laguna en el pasado, la bimodalidad de las variables de estado, el registro de pasajes de estado en lagunas similares comparables a Lacombe y las evidencias de tendencias no lineales de las variables de estado, se establece la posibilidad de que las fases registradas en este cuerpo de agua sean estados de equilibrio alternativos. La confirmación de la existencia de alternancia de estados en lagunas pampeanas queda pendiente hasta tanto se compruebe la ocurrencia de histéresis en estos cuerpos de agua.

Las características representativas de la fase turbia involucran a aquellas señaladas en la Hipótesis de los Estados de Equilibrio Alternativos (Scheffer *et al.*, 1993; Scheffer, 1998): *dominancia del fitoplancton* (mayores concentraciones de clorofila *a* activa y densidad total de organismos), *abundancia escasa de las macrófitas sumergidas*, *menor disponibilidad de luz en la columna de agua* (mayor turbidez, menor transparencia, mayores concentraciones de materia orgánica e inorgánica en suspensión) y *dominancia de una cianofita oscilatoria* (*Planktolyngbya minor*). Además también se registran una *mayor abundancia iónica* y *concentraciones de fósforo total medias* y *de sílice elevadas*.

Los factores relacionados con la fase clara son *la presencia de stands extensos de macrófitas sumergidas*, *una menor biomasa de fitoplancton* y menores concentraciones de materia orgánica e inorgánica en suspensión, todos factores que redundan en el *mejoramiento de la disponibilidad de luz en la columna de agua*. Asimismo, también las *concentraciones iónicas*, *las de fósforo total* (luego de los incrementos de octubre y noviembre) y *las de sílice (con excepción de junio 2002)* son *menores* en comparación al período turbio.

Tanto el fitoplancton como las macrófitas sumergidas predominantes, características de cada fase, demuestran ser en gran medida resilientes frente a las

perturbaciones. Así, la taxocenosis fitoplanctónica de la fase turbia sortea sin cambios significativos las perturbaciones de agosto 2001 y las macrófitas sumergidas de la fase clara continúan, aunque con una fuerte retracción de las poblaciones luego de los eventos de marzo 2002.

En octubre, el crecimiento estacional de las macrófitas promueve el pasaje a un estado de aguas claras a pesar de que las perturbaciones ocurridas en ese mes impulsan la continuación de un estado de aguas turbias (aumento del nivel del agua y de nutrientes). Estas perturbaciones pueden ser absorbidas por los componentes bióticos representantes del estado claro, demostrando que el sistema es resiliente aún en los primeros momentos de su establecimiento. El aumento gradual del nivel del agua puede ser compensado con el crecimiento de las plantas, en tanto que el aumento de los nutrientes es rápidamente canalizado desde el fitoplancton al zooplancton, además de que las plantas también consumen parte de los nutrientes entrantes al cuerpo de agua. Por otro lado, el cambio de fase quizás también es posible merced a que las características resilientes de los ensambles fitoplanctónicos de la fase turbia ya se encontraban afectadas por pastoreo o bien porque no alcanzan a compensar los efectos dilutorios del aumento del nivel del agua.

Los análisis estadísticos indican que la etapa posterior a las perturbaciones de marzo es diferente con respecto a la composición del fitoplancton, las macrófitas sumergidas y las variables ambientales. Tales variaciones pueden considerarse como una oscilación alrededor de un estado claro o bien como un tercer estado temporalmente corto tipo “mixed phytoplankton” raras veces observado en el campo.

EL EPIFITON Y SU RELACIÓN CON LAS FASES CONTRASTANTES EN LA LAGUNA LACOMBE

Epifiton sobre junco

Las variaciones en las taxocenosis epífitas sobre junco durante el período de estudio son significativamente más marcadas en el sentido temporal y espacial vertical que en el sentido espacial horizontal. Así, a lo largo del tiempo estas comunidades acompañan al cambio de fase de la laguna, adquiriendo características estructurales diferentes en ambos períodos, pudiéndose discriminar, entonces, entre dos tipos de ensambles:

a) ensambles de aguas turbias: caracterizados por una arquitectura uniestrato; menores valores de riqueza específica, equitabilidad, diversidad, concentraciones de clorofila *a* activa y feopigmentos; dominancia de diatomeas en cuanto a la densidad y el biovolumen; y la asociación de las especies *Complejo G. p.-G. g.*+*Oedogonium* aff. *sphaerandrum*, claves para la estructura.

b) ensambles de aguas claras: caracterizados por la arquitectura multiestrato, mayores valores de riqueza específica, equitabilidad, diversidad, concentraciones de clorofila *a* activa y feopigmentos; dominancia de las clorofitas filamentosas con respecto al biovolumen y de diatomeas en cuanto a la abundancia; y la asociación de especies de *Spirogyra* spp. + *Oedogonium inversum* + *Nitzschia amphibia* como especies claves en la estructura del ensamble.

Espacialmente, en el sentido vertical, las taxocenosis presentan un gradiente de menor biomasa, composición específica empobrecida y fisonomía más simple con la profundidad. Las variaciones temporales en dos tipos de ensambles a lo largo del perfil se dan en forma inmediata con las fases de la laguna en la franja superior (S1-S7). De la sección S10 en adelante, si bien los ensambles tienen características similares a las enunciadas, los cambios se retrasan en el tiempo, respondiendo en forma desfasada con respecto a las variables descriptoras de la biomasa epífita y a algunas características de la composición específica. Sin embargo, el reemplazo registrado con respecto a las diatomeas (*Complejo Gp.-G.g.* por *Nitzschia amphibia*) y la aparición de las especies de *Spirogyra* se producen al mismo tiempo que en la franja superior.

En contraste con las diferencias espaciales verticales observadas, las diferencias espaciales entre el juncal periférico y el central no son significativas. Probablemente se debe a que la densidad de ejes no es suficientemente elevada. No obstante, dadas las taxocenosis contrastantes encontradas por otros autores sobre este tipo de sustrato y

durante los muestreos preliminares en este trabajo, sería de importancia considerar a la densidad de los juncuales y la exposición a las perturbaciones como variables cardinales en estudios de epifiton cuando las densidades de ejes superaran, por ejemplo, los 100 ejes/m². Asimismo, dadas las diferencias halladas en el perfil en la presente investigación, sería aconsejable para la evaluación eficiente de estas taxocenosis tomar muestras de por lo menos 3 niveles de profundidad: una superficial (que refleje las perturbaciones por oleaje y elevadas intensidades de luz), otra entre los 10 y 30 cm (que contenga los mayores valores de biomasa y las fisonomías más complejas) y otra en las secciones más profundas (que representen los menores valores de biomasa y fisonomías más simples).

Tal como se había establecido como hipótesis en la introducción de este trabajo, las variaciones de biomasa del epifiton sobre junco se corresponden estrechamente con las variaciones espaciales verticales y temporales de la disponibilidad de luz. Esta disponibilidad durante el estado turbio está fundamentalmente determinada por el material en suspensión, en su mayoría fitoplancton. Durante la fase clara, la mayor disponibilidad lumínica es el resultado de la disminución de esta última taxocenosis, debido al pastoreo del zooplancton y al sombreado y aumento de la tasa de sedimentación por macrófitas sumergidas. El sombreado de las macrófitas sumergidas por los epifitos es de difícil evaluación, ya que los porcentajes de cobertura de las plantas no son elevados, por lo que no se hallan evidencias fuertes para la comprobación concreta de esta hipótesis. Sin embargo, las diferencias de biomasa halladas en febrero entre JP y JC podrían dar cuenta de un efecto de sombreado combinado entre plantas sumergidas y emergentes.

Además de la luz, también se halla una fuerte relación entre el epifiton algal y los nutrientes, en particular con el fósforo. Las concentraciones de fósforo, nitrógeno y sílice en la columna están dentro de rangos no limitantes para las algas en todo el período de estudio. Sin embargo, la marcada respuesta del epifiton de la franja superior (S1-S7) al aporte de fósforo desde la cuenca en octubre, evidencia la influencia de los nutrientes presentes en la columna de agua sobre la biomasa algal. El fitoepifiton de la franja inferior (S10-S16) no responde en forma similar, indicando que, dado que no se registran diferencias de concentraciones de nutrientes en el perfil, probablemente la disponibilidad de luz fuera el factor condicionante. Así, se reconoce que el efecto de los nutrientes estuvo supeditado a la influencia de la luz.

Otro factor relacionado con el epifiton y sus variaciones es la superficie disponible de plantas emergentes para la colonización. Los aumentos del nivel hidrométrico en agosto y marzo ponen a disposición de los epifitos una gran cantidad

de sustrato previamente no sumergido. A pesar de constituir un nuevo recurso a ser utilizado por organismos diferentes a los dominantes en aquellos momentos las características relativas a la composición y fisonómicas de los ensambles de agosto y marzo continúan siendo esencialmente similares a aquellas registradas en los meses anteriores, tanto en el sustrato ya colonizado, como en aquél libre de epifitos.

Así como las perturbaciones anteriormente comentadas se relacionan con las variaciones en las taxocenosis epífitas, también se suman a ello varios cambios operados en la estructura de los ensambles promovidos por factores internos. Entre ellos se analizaron la disponibilidad de luz, el pastoreo y utilización de algas por organismos heterótrofos y la disponibilidad de sustrato libre a escala microscópica.

En el estado turbio las taxocenosis están principalmente limitadas por la luz, dado que las concentraciones de nutrientes son suficientes y que no se registra la presencia de pastoreadores. Un ensamble uniestrato, principalmente estructurado por diatomeas y clorofitas filamentosas pequeñas, maximiza la distribución de la menor cantidad de luz que llega a la comunidad. Este mismo patrón fisonómico es característico de las secciones más profundas con menor disponibilidad lumínica. Asimismo, una comunidad baja podría haber aumentado la resistencia a la menor estabilidad de la columna dada la ausencia de macrófitas sumergidas.

En octubre, con el mejoramiento en la disponibilidad de luz y el pulso de nutrientes, se registra un cambio de estrategias en los integrantes de los ensambles de la fase turbia, en particular en los niveles más superficiales (franja S1-S7). Varias características en el crecimiento de los organismos epifitos (alargamiento de pedúnculos y filamentos, etc.) indican un aumento del sombreado debido al mayor desarrollo de la taxocenosis.

Un nuevo factor interno, el pastoreo selectivo y/o la utilización de ciertos taxa algales para la construcción de tecas y estuches por testáceos, otros protozoos y quironómidos, opera desde octubre hasta diciembre. Se observa, a partir de ese momento, una redistribución de la densidad y el biovolumen, desde un ensamble estructurado por abundantes organismos de biovolumen pequeño (*Complejo G. p. - G. g. y Oedogonium aff. sphaerandrum*), a otro cuya estructura está dominada por especies de mayor tamaño (*Spirogyra* spp.). La presión de pastoreo sobre ciertas diatomeas puede impulsar el reemplazo del *Complejo G.p-G.g.* por *Nitzschia amphibia* como especie dominante en ese grupo y probablemente también libera a las clorofitas de la competencia con las propias diatomeas, quedando, debido a su mayor tamaño, excluidas de las dietas de los pastoreadores.

Conclusiones El epifiton y su relación con las fases contrastantes en la laguna Lacombe

La escasez de sustrato disponible también es un factor que afecta a ciertas especies epifitas. La falta de superficie de macrófita para la sujeción directa del *Complejo G.p.-G.g.* y *O. aff. sphaerandrum* es provocada por la ocupación dada por los talos de las especies de *Spirogyra* y *Oedogonium*. Al mismo tiempo, estas taxa no presentan superficies colonizables por estas especies. Así, el establecimiento de organismos directamente fijos al sustrato se torna dificultoso y otros capaces de establecerse sobre talos algales o de vivir entre las digitaciones de las células basales de *Spirogyra*, se ven favorecidos (*Nitzschia amphibia* y clorofitas y cianofitas coloniales y filamentosas, por ejemplo). La situación de escasez de sustrato libre se revierte con la elevación del nivel hidrométrico en marzo, pero la rápida colonización por parte de las especies de *Spirogyra* vuelve a quitar espacio para el asentamiento de las especies fijas directamente al sustrato. No obstante, la perturbación temporal de la taxocenosis, especialmente en su desarrollo vertical, genera nuevas oportunidades para algunas especies menos abundantes que ya se encuentran en febrero.

Los diferentes ensambles, en particular aquellos hallados en la franja S1-S7, son caracterizados por su permanencia en el tiempo y en función de mecanismos internos de estabilización y sus propiedades de resiliencia y resistencia frente a las perturbaciones externas.

Los ensambles de aguas claras tuvieron una mayor permanencia que los relacionados con las aguas turbias (6 y 3 meses, respectivamente). Los mecanismos de estabilización correspondientes a los ensambles de la fase clara están dados principalmente por las especies de *Spirogyra* a través del sombreado de otros epifitos, mecanismos que evitaban el epifitismo secundario y segregación de taxa que necesitan sustrato libre para crecer. Los mecanismos de estabilización en la fase turbia posiblemente consisten en la ocupación de la mayor parte del sustrato libre por los pedúnculos cortos del *Complejo G.p.-G.g.* y el desarrollo de una arquitectura uniestrato para maximizar la distribución de luz dentro del *film*.

La resiliencia de las taxocenosis se manifiesta en la recuperación de las mismas luego de los eventos de agosto en el caso de los ensambles de la fase turbia, y de marzo en el caso de los de la fase clara. En ambos casos, las taxocenosis no sólo conservan su identidad en las zonas ya colonizadas, sino que también se organizan adoptando, nuevamente, la misma fisonomía en el sustrato libre que quedó sumergido luego de los aumentos del nivel hidrométrico.

Sin embargo, los ensambles de la fase turbia no son resilientes con respecto a los eventos de octubre y noviembre, a pesar de que los niveles de los factores implicados fueran en un primer momento favorables a las taxa de dicho ensamble. Se

propone al rol que jugaron los factores internos de la comunidad como impulsor de la disminución de la resiliencia de estas taxocenosis. El sombreado creado por el propio ensamble, el consumo y utilización de algas como materiales de construcción de estuches y tecas de protección, la modificación de la disponibilidad de sustrato libre, entre otros factores, alteran en gran medida las relaciones internas entre los componentes del ensamble turbio, mellando la resiliencia de la comunidad correspondiente a la fase turbia.

Con respecto a la propiedad de resistencia, ésta se manifiesta en los organismos de la fase turbia en su capacidad de sobrevivir en condiciones de menor disponibilidad de luz y estabilidad de la columna de agua (turbulencia). Durante la fase clara, se observan organismos de gran porte que escapan al pastoreo y otros resistentes a la menor disponibilidad de luz y nutrientes así como también a la escasez de sustrato libre colonizable.

Las propiedades anteriormente explicadas permiten establecer una base con la cual considerar a los dos ensambles observados como diferentes estados estables. La inexistencia de datos acerca de la dinámica y estructura del epifiton en diferentes estados de un sistema y la breve serie temporal de datos recogida en este trabajo, no permiten verificar si se tratan de dos estados estables alternativos. Sin embargo, las respuestas no lineales de esta comunidad observada en los gráficos de variables de estado del epifiton vs. factores control, aporta cierta evidencia en ese sentido, dejando abierta la posibilidad de la ocurrencia de la alternancia entre estados.

Con dichos gráficos es posible, asimismo, considerando a la transparencia y la concentración de fósforo total como factores control, establecer que las mejores variables de estado para caracterizar los diferentes estados del epifiton son la concentración de clorofila *a* activa y el biovolumen promedio por individuo.

Epifiton sobre macrófitas sumergidas

Los patrones del epifiton sobre macrófitas sumergidas son menos evidentes que aquellos del epifiton sobre junco. Entre los factores externos que se relacionan con las variaciones de la biomasa de esta última comunidad, se encuentran la elevación del nivel hidrométrico, el sombreado de las propias macrófitas sumergidas, el pastoreo y la actividad alelopática de *Myriophyllum quitense*.

En general, los mayores valores de la biomasa de epifitos están asociados a situaciones en las que la profundidad es un factor importante, ya sea porque se trata de sitios más profundos (JP y JC) o por el incremento del nivel hidrométrico (marzo) en

sitios más cercanos a la orilla (ALr y ALe), semejando en este último caso las condiciones a las que las plantas crecen a mayor profundidad.

Por el contrario, los relativamente bajos valores de clorofila *a* epifítica hallados en el verano sobre *S. striata* en los sitios AL, se relacionan a mayores porcentajes de cobertura de las macrófitas sumergidas, dados por una rápida ramificación y crecimiento de las mismas, y la presencia de diversos pastoreadores (testáceos, otros protozoos y quironómidos y anfípodos).

La posible actividad alelopática de *M. quitense* queda sugerida a partir de los relativamente bajos valores de biomasa epifita sobre esta planta en comparación con aquellos registrados sobre *S. striata*. Los datos aportados por otros autores con respecto a una mayor portación de epifitos en plantas de hojas disectas, la reconocida actividad alelopática de *M. spicatum* (una especie emparentada con el taxa hallado en Lacombe) y la ocurrencia de efectos marcados sobre los epifitos creciendo sobre la planta más que sobre organismos suspendidos o asociados a macrófitas de otras especies, apoyarían esta hipótesis.

La comparación de las dinámicas de los epifitos sobre macrófitas sumergidas y emergentes muestra ciertas similitudes en cuanto al pulso de fósforo, el aumento de la transparencia y al pastoreo. Sin embargo, frente al aumento del nivel hidrométrico en marzo mientras que el junco constituye una nueva área sumergida disponible para la colonización, la retracción en las poblaciones de macrófitas significa una superficie cada vez menor de sustrato, ya colonizado y en un estado avanzado de senescencia.

Es evidente entonces, que a pesar de que el epifiton tanto de macrófitas sumergidas como emergentes pueda estar sujeto a las mismas perturbaciones, la influencia de la dinámica y arquitectura de la macrófita-sustrato juega un papel fundamental en la estructuración de las taxocenosis. Las macrófitas emergentes, como *Schoenoplectus*, conforman sustratos más estables que las macrófitas sumergidas. Su persistencia en el tiempo a través de los diferentes estados de la laguna, los gradientes de luz que se suceden con la profundidad sobre el área colonizable de la planta, la uniformidad de la superficie, son algunas de las características que producen que los juncos puedan ser considerados como semejantes a un muestreador artificial. Las macrófitas sumergidas en cambio, suelen tener variaciones estacionales marcadas en sus poblaciones, involucran como sustrato una heterogeneidad espacial tanto horizontal como vertical mayor, dada entre otras propiedades, por una arquitectura compleja, la rápida renovación de ramificaciones y el sombreado del follaje de la planta.

ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE LOS ENSAMBLES EPIPÉLICOS

Durante el período de estudio el epipelon presenta escasas variaciones en su composición y es relativamente similar en todos los sitios y fechas en cuanto a su fisonomía. Entre las variaciones observadas, las espaciales fueron más marcadas que las temporales, verificándose que no hubo diferencias significativas entre los ensambles desarrollados bajo los diferentes estados de la laguna.

Entre las variaciones espaciales, cabe destacar un gradiente de ensambles desde el sitio más profundo y reparado (JC) hasta el más cercano a la orilla (ALr), teniendo como puntos intermedios a los sitios expuestos JP (ensambles más similares a JC) y ALe (ensambles mayormente similares a los sitios J en general). En este gradiente espacial se destacan las mejores condiciones de luz en el sitio ALr y que posibilitaron la producción de una mayor biomasa epipélica en varias ocasiones.

En cuanto a las variaciones temporales, sólo un patrón menor indica la presencia de ensambles más numerosos, con mejores condiciones fisiológicas y de riqueza y diversidad relativamente elevadas durante julio. En el resto del período, la relativa inmutabilidad de los ensambles netamente epipélicos (caracterizados por una composición ampliamente dominada por las cianofitas oscilatorias como *Heteroleibleinia pusilla*, *Jaaginema metaphyticum* y *Planktolyngbya* aff. *undulata*, además de pequeñas diatomeas como *Navicula veneta* y *Fragilaria* aff. *construens* fo. *subsalina*) contrasta con los cambios registrados en las taxocenosis fitoplanctónica y epifítica sobre junco en relación con los eventos de perturbación en la laguna. Si bien las dinámicas de los aportes fitoplanctónico y epifítico en conjunto imprimen sobre las variables descriptoras del epipelon una cierta tendencia a corresponder a las fases contrastantes, este patrón temporal no es observado en cuanto a la fracción epipélica propiamente dicha. La discriminación de los diferentes aportes provenientes de otras comunidades demuestra ser una herramienta útil ya que permite separar claramente el efecto de la dinámica de las poblaciones algales generadas en otros hábitats de la laguna. Cabe destacar, sin embargo, que en los sedimentos tanto en la fracción fitoplanctónica como en la epifítica, a pesar de las variaciones temporales en las taxocenosis de origen, se registran especies que tendieron a mantener un *pool* más o menos regular de individuos a lo largo de todo el período de estudio.

La conservación de la identidad de los ensambles epipélicos durante todo el período hace difícil hallar relaciones con las perturbaciones ocurridas en la laguna. Sin embargo, ciertos patrones relacionados especialmente con la disponibilidad de luz generada a partir de la combinación del nivel del agua, la cobertura de macrófitas

sumergidas y emergentes y la biomasa fitoplanctónica, pueden ser discriminados al comparar los ensambles bajo las diferentes situaciones dadas en los sitios más profundos y ALr. Tres niveles de condiciones lumínicas (que no comprenden disponibilidades óptimas del recurso, sino que en la mayor parte del tiempo las condiciones de luz están en un rango de escasez para las algas) quedan reflejados en la dominancia de uno u otro grupo algal o su codominancia en la fracción epipélica. El gradiente desde condiciones lumínicas peores a relativamente mejores queda caracterizado por: Nivel 1) codominancia de diatomeas y cianofitas filamentosas; Nivel 2) dominancia de estas últimas; Nivel 3) dominancia de las diatomeas. Dada la mayor profundidad y por lo tanto peores condiciones de luz, en los sitios JP, JC y ALe, los ensambles quedan bajo los niveles 1 y 2 de disponibilidad del recurso. En cambio, en ALr, los niveles fluctúan entre el 2 y el 3.

Los cambios en el epifiton registrados en relación al aumento de nutrientes durante los eventos de octubre, no se registran con respecto a la fracción epipélica. Esto denota la relativa independencia que tienen los taxa epipéllicos con respecto a los nutrientes en el agua. Las concentraciones de fósforo total, más relacionado con la biomasa de las macrófitas que con la del epipelon, varían en rangos no limitantes para estas algas. Si bien no fueron medidos en los sedimentos, las elevadas concentraciones de nitratos+nitritos, amonio y sílice reactiva en el agua, tampoco parecen señalar, en general, una limitación por nutrientes.

Sugerido a partir de las diferencias de talla entre las diatomeas de los sitios J y las de ALr, otros factores que probablemente influyen sobre el epipelon son la estabilidad de la columna de agua y el tipo de sustrato. Los tamaños más grandes serían favorecidos en situaciones de mayor estabilidad de la columna, así como también en los sedimentos con predominio de granulometría más fina de los sitios profundos. Los tamaños más pequeños si bien están presentes en todas las situaciones, parecen haber resistido mejor las condiciones de mayor turbulencia en presencia de un sustrato más arenoso (ALr).

Si bien no se encuentran evidencias en esta investigación de la influencia del pastoreo sobre las taxocenosis epipéllicas, este factor no debe ser descartado. Las algas bénticas desarrolladas a intensidades de luz menores han sido señaladas como un alimento de alta calidad para los pastoreadores en virtud de la capacidad de estas algas de acumular elevadas concentraciones de fósforo (Flöder *et al.*, 2006). Dado que se ha observado en otras oportunidades en la misma laguna un desarrollo importante de la biomasa béntica, sería lógico suponer que este recurso, rico en nutrientes, es un aporte importante a las cadenas tróficas, constituyendo parte del sostén de niveles tróficos superiores, como zoobentos, peces y aves.

La persistencia a lo largo del tiempo de una composición específica principalmente dada por cianofitas filamentosas y diatomeas, así como la abundancia de estos organismos en los dos primeros centímetros de los sedimentos, indican que probablemente la disposición de los organismos en el espacio está fundamentalmente orientada a lograr alcanzar la máxima disponibilidad de luz. Así, las cianofitas oscilatorias especialmente adaptadas a las condiciones de penumbra y con capacidad de movimiento son las más “exitosas” a disponibilidades de luz intermedias. Con una disponibilidad de luz algo mayor, las diatomeas pennales también dotadas de movimiento y una relación superficie/volumen mayor son las dominantes, en especial en combinación con sustratos más arenosos y una mayor influencia del lavado y transporte dados por los movimientos del agua. Asimismo, bajo las desfavorables disponibilidades de luz de los sitios más profundos, sedimentos más fangosos y mayor estabilidad de la columna, las diatomeas de mayor porte parecen presentar una estrategia alternativa para desarrollarse en esas condiciones.

Esta organización interna también está influenciada por las algas provenientes del plancton y del epifiton. Las primeras al ser, en general, organismos desprovistos de movimiento, basarían su estrategia de supervivencia en los sedimentos a través de la reproducción (hormogonios, autosporas y colonias hijas). Las segundas, en tanto, al ser mayormente diatomeas pequeñas y medianas, desplegarían estrategias similares a las diatomeas epipélcas de pequeño porte, es decir, menor relación superficie/volumen y por lo tanto mayor facilidad para el movimiento entre las partículas del fondo.

En virtud de las características anteriormente comentadas, en la interpretación del epipelon en referencia a diferentes estados de equilibrio, se considera que los ensambles son estables en función de su permanencia, dada por las características de resistencia y resiliencia y su mecanismo de estabilización, similares durante todo el período de estudio.

Las características resistentes involucrarían la tolerancia a una menor disponibilidad de luz (quizás relacionada con la heterotrofia de los grupos dominantes), las capacidades de regular la posición en la columna de los sedimentos (cianofitas filamentosas y diatomeas) y la de evitar el enterramiento entre las partículas de sustrato (diatomeas, en especial las de gran porte).

La resiliencia de la taxocenosis epipélca se observa en relación a los eventos de perturbación y la invariabilidad fisonómica y en la composición específica. A lo sumo se pueden discriminar diferentes configuraciones de los ensambles relacionadas con

las perturbaciones, dadas por cambios en las densidades de los grupos algales, pero que no afectan la identidad de las taxocenosis.

Como mecanismo estabilizador se considera a la adopción de una disposición de los organismos en el espacio tendiente a lograr alcanzar la máxima disponibilidad de luz, recurso escaso durante todo el período de estudio.

En el caso del epipelon la ocurrencia de las fases contrastantes en la laguna no necesariamente implica mejores o peores condiciones lumínicas sobre los sedimentos. Éste se desarrollará mejor en aquellos sitios en donde obtenga una mejor disponibilidad de luz independientemente de los estados en los que se encuentre el cuerpo de agua. Las observaciones realizadas durante muestreos posteriores en la misma laguna y bajo condiciones totalmente diferentes a las encontradas en el presente estudio dan cuenta de la posibilidad de encontrar una mayor producción de biomasa epipélica con componentes y fisonomías distintas. Estas suponen mecanismos de estabilización y características de resistencia y resiliencia diferentes a los ensambles de esta investigación. Esto sugiere que los valores límites para el factor control luz sobre los sedimentos podrían hallarse fuera del rango de situaciones consideradas con respecto a la ocurrencia de estados turbios y claros, principalmente bajo la ausencia de macrófitas sumergidas y un desarrollo pobre de fitoplancton.

A la luz de los resultados, y tal como se señala al citar el modelo de Margalef en la introducción de este apartado, los sedimentos y sus habitantes también cumplen roles importantes e interactúan fuertemente con la zona superior de mayor producción, por lo que deberían ser incluidos al momento de evaluar al sistema. En ese sentido, el modelo conceptual de Goldsborough & Ronbinson (1996) incluye a estas comunidades y sus dinámicas.

EL EPIFITON Y EL EPIELON COMO MECANISMOS INTERNOS DE PASAJE O DE ESTABILIZACION DE LOS DIFERENTES ESTADOS DE EQUILIBRIO EN LA LAGUNA LACOMBE

Como ya se ha analizado, las comunidades estudiadas pueden recibir y responder a los estímulos y perturbaciones del medio, pero también pueden tener una participación en el pasaje o la estabilización del sistema en un estado particular.

Entre las funciones promotoras de cambios de estado se considera la de sombreado de macrófitas sumergidas dado por el epifiton cuyo efecto en plantas con mayor desarrollo de follaje en las zonas apicales es mayor durante el período crítico de alargamiento de los tallos desde los niveles profundos. En Lacombe, las macrófitas que alcanzan la superficie se hallan elevadamente epifitadas por lo que se considera que la colonización de los epifitos es posterior al período crítico o bien que la colonización por el epifiton no alcanza a perjudicar a las plantas.

Dado que una elevada biomasa epífita se encuentra tanto en hojas en buen estado como en hojas senescentes, el efecto de sombreado no puede ser claramente evidenciado. Sin embargo, una mayor biomasa de epifiton desarrollada en octubre en forma relacionada con el aumento de nutrientes debe acentuar, por lo menos en este período, este efecto. Las plantas probablemente lo contrarrestan a través del desarrollo de nuevas ramificaciones que reemplazan la pérdida de las densamente colonizadas y senescentes, o bien, como se comentó en el apartado correspondiente a la dinámica y estructura del epifiton sobre macrófitas sumergidas, a través de la producción de sustancias alelopáticas. Finalmente, la remoción de biomasa epífita por pastoreo también puede haber colaborado.

En la hipótesis de esta investigación también se considera dentro de las funciones promotoras de un pasaje de estado, la constitución de una simiente de organismos fitoplanctónicos responsables de los estados turbios a partir del epielon, dado que los organismos que habitan los sedimentos son tolerantes a las bajas disponibilidades de luz. En el presente estudio, en efecto, los fitoplanctones representativos de los ensambles turbios, *Aphanocapsa holsatica*, *Planktolyngbya minor* y *P. microspira*, mantienen una población regular de individuos en estado vegetativo en los sedimentos a lo largo de todo el período de estudio. Pero también *Microcystis aeruginosa*, dominante en el presente estudio durante la fase de aguas claras, presenta una reserva de individuos en el epielon. Ello evidencia, confirmando en parte la hipótesis, el rol que como simiente de especies fitoplanctónicas de aguas turbias puede cumplir esta taxocenosis. Por otro lado, también señala que el epielon

Conclusiones El epifiton y el epipelon como mecanismos internos de pasaje o estabilización de los estados de equilibrio de la laguna

también puede constituir una reserva de organismos del fitoplancton de aguas claras. Por lo tanto, su rol podría calificarse de “neutral” con respecto a impulsar el pasaje a un estado turbio o incluso uno claro.

Idénticas aseveraciones pueden realizarse en el caso de la hipótesis del epipelon como simiente de especies epifíticas. El taxón clave de la fase turbia, *Complejo G. p.-G. g.*, sigue estando presente en los sedimentos en forma vegetativa durante la fase clara, aún cuando sus abundancias son escasas sobre los sustratos vegetales. De otro modo, taxa de la fase clara (*Nitzschia amphibia*, *N. sigmaidea*, *Rhopalodia gibba* y *Rh. operculata*, entre otras), indetectables o escasos e incluso raros en el epifiton de la fase turbia se hallan presentes en los sedimentos desde el primer muestreo.

Las diferencias en las densidades de *Aphanocapsa holsatica* y *Cyclotella meneghiniana* en los sedimentos de los diferentes sitios pueden señalar un fenómeno de reclutamiento diferencial entre zonas más y menos profundas. Sin embargo, a juzgar por la profundidad regular de la laguna, es probable que este fenómeno se produzca en todo el lecho lacustre.

En general, los datos registrados indican que el reclutamiento más importante se lleva a cabo desde los sedimentos hacia el fitoplancton, en contraste con el fitoperifiton. Las relaciones de este tipo entre el fitoplancton y el fitoperifiton son escasas pudiendo señalar las que involucraron a las especies de *Ulnaria* y a *Cyclotella meneghiniana*.

En Lacombe, la mayor parte de los taxa que son clave para la estructuración de sus taxocenosis de origen, así como también varias especies acompañantes, pertenecientes tanto a ensambles de la fase turbia como de la clara, conservaron una reserva de individuos en estado vegetativo, pero también con formas resistentes (ej. cigotas de *Spirogyra* sp.) en los sedimentos, lo cual constituye una ganancia adaptativa. Esto les permite generar las poblaciones en las taxocenosis de origen, recuperar las poblaciones ya existentes o conservar una simiente de individuos para futuras recolonizaciones.

Entre las funciones estabilizadoras de un estado dadas por los organismos asociados a un sustrato se plantea el secuestro de nutrientes disponibles para el fitoplancton por parte de ambas taxocenosis. En el caso del epipelon, dada su escasa biomasa, probablemente tiene una influencia menor en la dinámica de los nutrientes. Con respecto al epifiton, el control por parte del mismo sobre el fitoplancton a través del secuestro de nutrientes tampoco resulta probable. Antes que la escasez de nutrientes, el fitoplancton está afectado por el pastoreo y la influencia de las macrófitas

Conclusiones *El epifiton y el epipelon como mecanismos internos de pasaje o estabilización de los estados de equilibrio de la laguna*

sumergidas, además de un aumento brusco del nivel del agua con su consecuente efecto de dilución. De otra forma, durante los estados turbios el fitoplancton se halla en ventaja al interceptar primero la luz en la columna de agua lo que afecta directamente al epifiton, tal como es evidenciado por los datos recogidos en esta investigación y como hallan otros autores. Por lo tanto, es escasamente probable que, bajo condiciones en las cuales el fitoplancton no esté afectado por otros factores, la competencia con el epifiton realmente controle su desarrollo.

También entre las funciones estabilizadoras se propone como hipótesis que el epipelon protege a los sedimentos frente a la resuspensión, a través del desarrollo de una comunidad epipélica densamente conformada. Dada la fisonomía simple y la escasa biomasa desarrollada por los ensambles epipélicos durante todo el período de estudio, la estabilización de los sedimentos es más probable que esté generada por los efectos de los manchones de macrófitas sobre la turbulencia en la columna de agua. No obstante, cabe señalar que comunidades epipélicas fisonómicamente más complejas, formadas por costras de cianofitas filamentosas, observadas durante muestreos posteriores tampoco cumplieron con esa función, dado que trozos del *film* se desprendían del fondo y flotaban en superficie, arrastrando consigo partículas de sedimento a la columna de agua.

LAS TAXOCENOSIS ALGALES Y EL MODELO DE GOLDSBOROUGH & ROBINSON

La dinámica de la biomasa algal total indica una mayor contribución epifítica y epipélica en relación a las zonas más litorales. Dos de los factores que mayormente influenciaron estos resultados son la altura de la columna de agua, que afecta principalmente a los valores de biomasa del fitoplancton, y una mayor disponibilidad de sustrato colonizable para los epifitos en las zonas cercanas a las orillas.

A través de los datos de biomasa por área de laguna fue posible utilizar el modelo de Goldsborough & Robinson para interpretar la importancia relativa de los diferentes compartimientos algales. Se destacan en este punto los valores de biomasa alcanzados por el epifiton, especialmente aquél asociado a las macrófitas sumergidas, que le otorgan a esta comunidad la predominancia durante gran parte del período estudiado.

Cabe destacar que en la realización de esta interpretación es muy útil la segregación en el sedimento de la fracción netamente epipélica respecto del resto, ya que así se puede discriminar entre la biomasa que realmente habita en los sedimentos y aquella que llega a ellos por sedimentación desde otras comunidades. Considerar el origen del material no sólo ha sido de gran ayuda en este estudio, sino también por ejemplo en el trabajo de Conde *et al.* (1999), donde el reconocimiento de fenómenos de resuspensión lleva a considerar que lo que se halla en la columna de agua es, en realidad, epipelon movilizado desde el fondo. En este sentido, es recomendable aplicar el modelo G&R sobre variables que lleven discriminadas estas diferencias entre los orígenes del material.

En el contexto del modelo de Goldsborough & Robinson pueden discriminarse dos estados definidos, tanto por la predominancia de una taxocenosis algal en particular como por las características ambientales que las acompañan. En los primeros meses se desarrolla un estado *Lake State* con predominio del fitoplancton, menor transparencia, una columna de agua inestable, concentraciones de nutrientes relativamente más elevadas y escasez de macrófitas sumergidas. El cambio entre estados se da a través de un período transicional de octubre a noviembre donde se observa una tendencia al predominio del epifiton en octubre (tendencia hacia el *Open State*) pero que probablemente está influenciada por otros factores como el pastoreo del epifiton en noviembre, provocando en ese mes un mayor aporte del fitoplancton (tendencia *Lake State*). No obstante, a partir de diciembre y hasta el final del estudio, contando con otro período de transición marzo-abril/mayo dado por la retracción de las

poblaciones de macrófitas sumergidas, se desarrolla un estado *Open State*, caracterizado por la dominancia del epifiton, junto con la mejor disponibilidad de luz, una columna de agua menos turbulenta, concentraciones relativamente menores de nutrientes y la presencia de una gran cobertura de macrófitas.

Tanto el *Lake State* como el *Open State* y el período transicional octubre-noviembre son congruentes con las observaciones y consideraciones realizadas con respecto a los estados de equilibrio en el marco de la Hipótesis de Estados de Equilibrio Alternativos. Sin embargo, la evaluación de los datos del segundo período transicional son divergentes. Por un lado, en el contexto del modelo G&R se interpreta la ocurrencia desde un estado *Lake State* en las zonas más profundas hasta un *Dry State* en las más cercanas a la orilla. Por otro lado, en el marco de la Hipótesis de los Estados de Equilibrio Alternativos se considera a este período ya sea como una oscilación alrededor de un estado de aguas claras o bien como un tercer estado “mixed phytoplankton”. Estas diferencias entre modelos surgen en concordancia con una mayor importancia de la taxocenosis epipélica, no tomada en cuenta por la Hipótesis de Estados de Equilibrio Alternativos. En contraste, ambos modelos son congruentes cuando consideran ya sea directamente o indirectamente las mismas variables: fitoplancton en los estados *Lake State* y de aguas turbias; epifiton que es el reflejo de un mayor desarrollo de las macrófitas sumergidas en estados *Open State* y estados de aguas claras.

LA HIPOTESIS DE LOS ESTADOS ESTABLES ALTERNATIVOS (HEEA) Y EL MODELO CONCEPTUAL DE GOLDBOROUGH & ROBINSON (G&R): UNA INTERPRETACIÓN COMPLEMENTARIA DESDE EL PUNTO DE VISTA DE LAS TAXOCENOSIS ALGALES.

El ajuste de los datos a los modelos HEEA y G&R resulta convincente, subrayando que el marco conceptual de ambos es útil. Sin embargo, la observación de situaciones que no se pueden enmarcar apropiadamente dentro de los escenarios propuestos por ambos modelos, hace necesario una modificación de los mismos. La interpretación ofrecida por el presente trabajo toma elementos tanto de uno como de otro combinándolos con nuevos ingredientes. Uno de ellos, es la observación de un mismo problema desde diferentes puntos de vista. A lo largo de este trabajo se han aplicado puntos de vista aparentemente contradictorios como conceptos de equilibrio y no-equilibrio o la visión integral de los compartimientos algales *versus* la separación de las diferentes taxocenosis. Por otro lado, la amplitud de visión que otorga observar un mismo fenómeno a diferentes escalas. Se consideró la ocurrencia de la multiplicidad de estados a nivel de comunidad, evidenciando que pueden o no coincidir temporalmente con los estados a nivel del sistema. Otro aspecto es la descripción de los estados de las taxocenosis cuando éstas no predominan. En particular, en este trabajo se pone énfasis en desentrañar las estrategias desplegadas por los organismos cuando las condiciones no les son favorables. En éstas radica gran parte de la potencialidad de crecimiento cuando las condiciones mejoran por lo que los datos obtenidos en estos períodos no deben ser desestimados. Por último, las fuertes interrelaciones que existen entre los compartimientos algales en la laguna, destacando que se obtiene una visión parcializada cuando solamente se estudia la dinámica fitoplanctónica. En ese sentido, se destaca que los cambios experimentados por cualquiera de los ensambles algales no pueden ser completamente explicados si no se toman en cuenta las dinámicas de las otras taxocenosis.

CONCLUSIONES FINALES

Dado el desconocimiento de la dinámica del perifiton en ambientes lénticos pampeanos y su importancia relativa en el contexto del sistema, este trabajo aporta información relevante en relación con ambos aspectos.

Por un lado, las pruebas reunidas en este estudio han indicado las fuertes influencias que el ambiente imprime sobre el epifiton. En el contexto de los estados de equilibrio del sistema y el cambio de un estado a otro estas influencias están principalmente dadas por las variaciones de la luz en la columna de agua, pero también, por lo menos en el caso del presente estudio, involucran variaciones en los nutrientes y la estabilidad de la columna. Los ensambles epifíticos responden a ellas con cambios en la estructura. Internamente se desencadenan variaciones en las relaciones entre los componentes de la taxocenosis que a su vez desembocan en el establecimiento de una composición y fisonomía totalmente diferentes. Cada ensamble puede ser caracterizado como estable poniéndose en evidencia en este estudio las características de permanencia, resiliencia y resistencia y los mecanismos de estabilización que involucran dicha estabilidad.

El mejoramiento de las condiciones lumínicas dado el pasaje a un estado claro, promueve el desarrollo de una mayor biomasa epífita y una estructura más compleja, tal como se había establecido en la hipótesis de este trabajo, pero sus efectos influyen mayormente a las taxocenosis creciendo más cercanamente a la superficie y menos a aquellas ubicadas a mayor profundidad. Este gradiente en la columna de agua adquiere mayor sentido y queda completo cuando se toman en cuenta las relativamente escasas variaciones registradas en el epipelón. Nuevamente, la dinámica de los organismos bentónicos se haya relacionada fuertemente con las condiciones de luz. A diferencia del epifiton, esta última no es necesariamente mayor en los estados de aguas claras ni menor en un estado de aguas turbias desde el punto de vista de la percepción de los organismos del fondo, debiéndose registrar otras condiciones, completamente diferentes a las halladas en este trabajo para que esta taxocenosis alcance un desarrollo extenso.

En el presente trabajo, la evidencia reunida destaca fundamentalmente la influencia recibida por el epifiton por parte de diferentes factores tanto bióticos como abióticos que operan durante los distintos estados de equilibrio y en el pasaje de un estado a otro. La participación de los epifitos como mecanismo interno en los cambios de estado o en la estabilización de los mismos es menos evidente. Sin embargo, no debe descartarse su influencia bajo otras condiciones disímiles a las halladas en Lacombe (por ejemplo, en ambientes con menor nivel de eutrofia donde las algas

presenten una mayor dependencia con respecto a los nutrientes del agua). Quizás el papel mejor evidenciado en el presente trabajo corresponda al rol de simiente de especies que integran otras taxocenosis en el caso del epipelon. En este sentido, el estudio de la dinámica de los organismos bentónicos discriminados según su ensamble de origen subraya las fuertes interrelaciones que mantienen el fitoperifiton y el fitoplancton con este compartimiento algal, no sólo con respecto a organismos característicos de fases turbias sino también aquellos de las fases claras.

El estudio de las otras taxocenosis algales, además de la del fitoperifiton permite la contextualización de los aportes de esta última con respecto a la biomasa algal total. Los resultados obtenidos permiten establecer que, en ambientes someros como una laguna pampeana, esta taxocenosis tiene una gran importancia especialmente durante los estados claros, llegando a contribuir desde el 60% a más del 90% en la biomasa algal total y por lo tanto debería incluirse su análisis en los estudios limnológicos que contemplen a los productores algales en estos sistemas.

Es esperable que en un futuro el perifiton, así como el benton, sean reconocidos como componentes importantes dentro del sistema y sean estudiados al mismo nivel que el plancton, los peces o las macrófitas. Los estudios integrales pelágico-bénticos como el efectuado en esta tesis, conducirán al desarrollo de herramientas para el manejo, control y conservación de los cuerpos de agua someros, tan importantes en la llanura pampeana.

REFERENCIAS

Cyclotella meneghiniana

**Vista valvar.
Detalle de estrías y areolas**

Epipelon ALr



- Abell, R., Thienne, M. L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., Coad, B., Mandrak, N., Contreras Balderas, S., Bussing, W., Stiassny, M. L. J., Skelton, P., Allen, G. R., Unmack, P., Noseka, A., Ng, R., Sindorf, N., Robertson, J., Armijo, E., Higgings, J. V., Heibel, T. J., Wikramanayake, E. D., Olson, D. M., Lopez, H. L., Reis, R. E., Lundberg, J. G., Sabaj Perez, M. H., Petris, P. (2008) "Freshwater ecoregions of the World, a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation". *Bioscience*, vol. 58 no. 5, pp. 403-414.
- Aberle, N. & Wiltshire, K. H. (2006) "Seasonality and diversity patterns of microphytobenthos in a mesotrophic lake". *Archiv für Hydrobiologie* vol. 167, no. 1-4, pp. 447-465.
- Acker, F. (2002) "Protocol P 13-50: Preparation of USGS NAWQA Program algal samples for analysis using Palmer Maloney Cells". En *Protocols for the analysis of algal samples collected as part of the U.S. Geological Survey National Water-Quality Assessment Program*. Editores, D. F Charles, C. Knowles & R. S. Davis. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia (ANSP), Patrick Center for Environmental Research, Phycology Section. Report N° 02-06.
- Albay M. & Aykulu, G. (2002) "Invertebrate grazer – epiphytic algal interactions on submerged macrophytes in mesotrophic turkish lake". *Journal of Fisheries and Aquatic Sciencies*, vol. 19, no. 1-2, pp. 247-258.
- Albay, M. & Akcaalan, R. (2003) "Comparative study of periphyton colonisation on common reed (*Phragmites australis*) and artificial substrate in a shallow lake, Manyas, Turkey". *Hydrobiologia*, vol. 506-509, pp. 531-540.
- Aloi, J. E. (1990) "A critical review of recent freshwater periphyton field methods". *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, vol. 47, pp. 656-670.
- American Public Health Association. (1995) *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*. 18th ed. APHA/AWWA/WPCF, Washington D.C. 1550 pp.
- Anagnostidis, K. & Kómarek, J. (1988 a) "Modern approach to the classification system of cyanophytes. 1. Introduction". *Archiv für Hydrobiologie / Algological Studies*, vol. 38-39, pp. 291-302
- Anagnostidis, K. & Kómarek, J. (1988 b) "Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3. Oscillatoriales". *Archiv für Hydrobiologie / Algological Studies*, Suppl. 80/vol. 50-53, pp. 327-472.
- Andersen, J. (1976) "An ignition method for determination of total phosphorus in lake sediments". *Water Research*, vol.10, no. 4, pp. 329-331.
- Aparicio, F. (1958) "*La Argentina. Suma de Geografía*". Ediciones Peuser, Buenos Aires. 9 vol.
- Apesteguía, C. & Marta, J. (1979) "Producción de perifiton en ambientes acuáticos del Río Paraná Medio". *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*, vol. 10, pp. 39-48.
- Ardohain, D. M. (2008) "*Respuesta del zooplancton en su estructura y dinámica a factores clave en una laguna arreica* (Pcia. de Buenos Aires)". Tesis doctoral.

- Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Argentina. (Disponible en Biblioteca Florentino Ameghino de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, Tesis N° 0961). 232 pp.
- Auge, M. (2003)** "Regiones hidrogeológicas. República Argentina y provincias de Buenos Aires, Mendoza y Santa Fe". La Plata, AR (s.e.). 105 pp.
- Bauer, D. E., Gómez, N. & Hualde, P. (2007)** "Biofilms coating *Schoenoplectus californicus* as indicators of water quality in the Rio de La Plata estuary (Argentina)" *Environmental Monitoring Assessment*, vol. 133, pp. 305-320.
- Beklioglu, M., Altinayar, G., & Tan, C. O. (2006)** "Water level control over submerged macrophyte development in five shallow lakes of Mediterranean Turkey". *Archiv für Hydrobiology*, vol. 166, pp. 535-556.
- Biblioteca de la Facultad de Biología, Universidad de Sevilla (2008 a)** "*Elaboración de referencias bibliográficas: documentos impresos*". En Cómo elaborar bibliografías y citas. Disponible en: http://bib.us.es/aprendizaje_investigación/publicar_citar/como_elaborar/index_idweb.html
- Biblioteca de la Facultad de Biología, Universidad de Sevilla (2008 b)** "*Elaboración de referencias bibliográficas: documentos electrónicos*". En Cómo elaborar bibliografías y citas. Disponible en: http://bib.us.es/aprendizaje_investigación/publicar_citar/como_elaborar/index_idweb.html
- Boero, F., Belmonte, G., Fanelli, G., Piraino, S., & Rubino, F. (1996)** "The continuity of living matter and the discontinuities of its constituents: do plankton and benthos really exist?" *Trends in Ecology and Evolution*, vol.11, no. 4, pp. 177-180.
- Boltovskoy, A., Dippolito, A., Foggetta, M., Gomez, N. & Alvarez, G. (1990)** "La laguna Lobos y su afluente: limnología descriptiva, con especial referencia al plancton". *Biología Acuática*, vol. 14, 38. pp.
- Borchardt, M. A. (1996)** "Chapter 7: Nutrients". En *Algal Ecology. Freshwater Benthic Ecosystems*. Editado por R. J. Stevenson, M. L. Bothwell & R. L. Lowe. Academic Press, California, U.S.A. pp. 183-227.
- Bourne, A. L. E. (2000)** "Factors influencing the abundance of sediment-associated algae in two isolated ponds and a turbid channel of Delta Marsh, Manitoba". MS Thesis. *Library of the University of Manitoba*, Manitoba, Canada. 152 pp.
- Bourrelly, P. (1985)** "*Les algues d' eau douce.III. Les algues Bleues et Rouges les Eugléniens, Peridiniens et Cryptononadines*". N. Boubée, París. 606 pp.
- Bourrelly, P. (1966)** "*Les algues d' eau douce. I. Les algues vertés*". N. Boubée, París. 511 pp.
- Bourrelly, P. (1981)** "*Les algues d' eau douce. I. Les algues jaunes et brunes, Chrysophycées, Phaeophycées, Xanthophycées et Diatomées*". Rev. Edn. Boubée, París. 517 pp.

- Brandt, L. & Koch, E. W. (2003)** "Periphyton as a UV-B filter on seagrass leaves: a result of different transmittance in the UV-B and PAR ranges". *Aquatic Botany*, vol. 76, pp. 317-327.
- Brown, S. D. (1973)** "Species diversity of periphyton communities in the littoral of a temperate lake". *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie*, vol. 58, no. 6, pp. 787-800.
- Brown S.D. & Austin A. P. (1973)** "Diatom sucesion and interaction in littoral periphyton and plankton". *Hydrobiologia*, vol. 43, pp. 333-356.
- Brunberg, A.-K. & Blomqvist, P. (2003)** "Recruitment of *Microcystis* (Cyanophyceae) from lake sediments: The importance of littoral inocula". *Journal of Phycology* vol. 39, pp. 58-63.
- Buczko, K. & Ács, E. (1996-1997)** "Zonation of periphytic algae in two hungarian shallow lakes (Lake Velence and Ferto)". *Acta Botanica Hungarica*, vol. 40, no.1-4, pp.21-34.
- Burkholder, J. M. & Wetzel, R. G. (1989)** "Microbial colonization on natural and artificial macrophytes in a phosphorus limited hardwater lake". *Journal of Phycology*, vol. 25, pp. 55-65.
- Burks, R., Jeppesen, E., & Lodge, D. M. (2001)** "Littoral zone structures as *Daphnia* refugia against fish predators". *Limnology & Oceanography*, vol. 46, no. 2, pp. 230-237.
- Cabrera, A. L. & Willink, A. (1973)** *Biogeografía de América Latina*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos (OEA). Serie Biología. Monografía N° 13, pp. 120.
- Cano, M. G., Casco, M. A., Claps, M.C., Mac Donagh, M. E. & Solari, L. C. (2004 a)** "Contribución de las diferentes comunidades a la biomasa algal en la laguna Lacombe". En: *Nuevas Perspectivas para Latinoamérica: Actas del I Congreso Latinoamericano sobre Biotecnología Algal* (Buenos Aires, 25 al 29 de octubre de 2004). Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA, ISAP, AAF, SAB.
- Cano, M. G., Casco, M. A., & Claps, M. C. (2004 b)** "Distribución espacial de la biomasa planctónica y perifítica en una laguna somera de la provincia de Buenos Aires (Argentina)". En: *Neolimnos: Libro de resúmenes de la I Reunión de Embalses Neotropicales y IV Seminario Colombiano de Limnología* (Montería, Colombia 6 al 9 de septiembre de 2004). Asociación Colombiana de Limnología y Universidad Pontificia Bolivariana. pp. 42.
- Cano, M., M. Casco & M. Claps (2005)** "Cambios estructurales del perifiton en relación a los estados de biequilibrio en una laguna pampásica". En: *Libro de resúmenes del III Congreso Argentino de Limnología* (Chascomús, Buenos Aires, 31 de octubre al 2 de noviembre, 2005). Asociación Argentina de Limnología Ediciones Caleuche y Ed. Del Nuevo Extremo. pp. 101.
- Cano, M. G., Casco, M. A., Solari, L. C., Mac Donagh, M. E. & Claps, M. C. (2008)** "Implications of rapid changes in chlorophyll-a of plankton, epipelon, and epiphyton in a Pampean shallow lake: an interpretation in terms of a conceptual model". *Hydrobiologia*, vol. 614, pp. 33-45.

- Carignan, R. & Kalff, J. (1982)** "Phosphorus release by submerged macrophytes: significance to epiphyton and phytoplankton". *Limnology & Oceanography*, vol. 27, pp. 419-427.
- Carpenter, S. R. (1992)** "Chapter 23: Desestabilization of planktonic ecosystems and blooms of blue-green algae". En *Food Web Management: A Case Study of Lake Mendota*. Editado por J. F. Kitchell. Springer-Verlag, New York, U.S.A. pp. 461-482.
- Carpenter, S. R. (2001)** "Chapter 17: Alternate states of ecosystems: evidence and some implications". En *Ecology: Achievement and Challenge. 41st Symposium of the British Ecological Society, USA April 2000*. Editado por M. Huntly & S. Levin. Blackwell Publishing Press, Londres. pp. 357-383.
- Carpenter, S. R. & Cottingham, K. L. (1997)** "Resilience and restoration of lakes". *Conservation Ecology Online*, vol. 1, no. 1.
Disponible en: <http://www.consecol.org/vol1/iss1/art2/>.
- Casco, M. A. (1990)** *El perifiton del embalse de La Minilla. Relaciones con el fitoplancton y contribución a la producción total*. Tesis doctoral. Facultad de Biología, Universidad de Sevilla. 373 pp.
- Casco, M. A. & Toja, J. (1994)** "The distribution and interaction of algal communities in reservoirs". *Archive für Hydrobiologie Beiheft Ergebnisse der Limnologie.*, vol. 40, pp. 85-96.
- Casco M. A. & Toja J. (2003)** "Efecto de la fluctuación de nivel del agua en la biomasa, la diversidad y las estrategias del perifiton de los embalses". *Limnetica*, vol. 22, no. 1-2, pp. 115-134
- Cattaneo, A. (1983)** "Grazing on epiphytes". *Hydrobiologia*, vol. 23, no. 1, pp. 124-132.
- Cattaneo, A. (1987)** "Periphyton in lakes of different trophic". *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 44, pp. 296-303.
- Cattaneo, A., Galanti, G., Gentinetta, S., & Romo, S. (1998)** "Epiphytic algae and macroinvertebrates on submerged and floating-leaved macrophytes in an Italian lake". *Freshwater Biology*, vol. 39, pp. 725-740.
- Cattaneo, A. & Kalff, J. (1979)** "Primary production of algae growing on natural and artificial aquatic plants: a study of interactions between epiphytes and their substrate". *Limnology & Oceanography*, vol. 24, no. 6, pp. 1031-1037.
- Cattaneo, A. & Kalff, J. (1980)** "The relative contribution of aquatic macrophytes and their epiphytes to the production of macrophyte beds". *Limnology & Oceanography*, vol. 25, no. 2, pp. 280-289.
- Cattaneo, A. & Kalff, J. (1986)** "The effect of grazer size manipulation on periphyton communities". *Oecologia*, vol. 69, pp. 612-617.
- Chornomaz, E. M., Etchepare, M. E., Escaray, R. U., Bustingorry, J. F. & Conzonno, V. H. (2002)** "Efectos de la inundación ocurrida durante el año 2001 sobre la laguna Chascomús (Provincia de Buenos Aires)". En *El Agua en Iberoamérica: De la limnología a la gestión en Sudamérica*. Editado por A.

- Fernández Cirelli & C. Marquisá. CYTED XVII, Centro de Estudio Transdisciplinarios del Agua, Facultad de Ciencias Veterinarias, UBA, Buenos Aires. pp. 53-59.
- Claps, M. C. (1984)** "Perifiton en *Scirpus californicus* (Meyer) Steud. (Marjal de Ajó-Bahía de Samborombón)". *Revista del Museo de La Plata (N.S.) Zoología*, vol.13, no. 137, pp. 139-149.
- Claps, M. C. (1987)** "Valores de pigmentos hallados en el perifiton en *Scirpus californicus* (Meyer) Steud. (Rio de La Plata- Punta Atalaya)". *Limnobiós*, vol. 2, no. 9, pp.653-656.
- Claps, M. C. (1991 a)** "Diatom communities on aquatic macrophytes of pampasic lotic environments (Argentina)". *Acta Hydrobiologica*, vol. 33, no. 3-4, pp. 195-208.
- Claps, M. C. (1991 b)** "Algas epipélicas del Río Samborombón (Prov.de Buenos Aires)". *Biología acuática*, vol.15, no.2, pp. 234-235.
- Claps, M. C. (1994)** "Algas epipélicas del los cinco principales afluentes del río Samborombón (Pcia. Buenos Aires)". *Tankay*, vol. 1, pp. 195-196.
- Claps, M. C. (1996)** "Structure and dynamics of epipellic algae from a plaine river (Samborombón river, Buenos Aires, Argentina)". *Archive für Hydrobiologie*, vol. 137, no. 82, pp. 89-95.
- Claps, M. C. (1999)** "Estudio comparativo del perifiton asociado a diferentes hidrófitas en una laguna pampásica (Buenos Aires, Argentina)". En *Ficología '99 Libro de resúmenes del V Congreso Latinoamericano, III Reunión Iberoamericana de Ficología y VII Simposio de Algas Marinas Chilenas* (Puerto Varas, Chile, 21 al 26 de noviembre de 1999). Sociedad Ficológica de América Latina y el Caribe /FONDAP. Resúmenes 11-21/26.
- Clark, W. J. & Runnels, W. C. (1975)** "Diatoms in pond plankton: relationships to epiphytic and epipellic populations". *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte. Limnologie*, vol.19, pp. 2722-2728.
- Clarke, K. R. & Warwick (2001)** *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Segunda edición. Primer-E Ltd, Plymouth.
- Cole, G. A. (1988)** *Manual de Limnología*. Editorial Hemisferio Sur, Buenos Aires, Argentina. 405 pp.
- Conde, D., Bonilla, S., Aubriot, L., De León, R. & Pintos, W. (1999)** "Comparison of the areal amount of chlorophyll *a* of planktonic and attached microalgae in a shallow coastal lagoon". *Hydrobiologia*, vol. 408/409, pp. 285-291.
- Coops, H., Beklioglu, M. & Crisman, T. (2003)** "The role of water level fluctuations in shallow lake ecosystems-workshop conclusions". *Hydrobiologia*, vol. 506-509, pp. 23-27.
- Cox, E. J. (1996)** "Identification of freshwater diatoms from living material". Chapman & Hall. 158 pp.

- Croasdale, W. C., Bicudo, C. E. & Prescott, G. W. (1983)** "A synopsis of North American Desmids. Part. II. Desmidiaceae: Placodermata. Section 5th. The University of Nebraska Press, USA. 117 pp.
- Dangavs, N. (2005)** "Capítulo XIII: Los ambientes acuáticos de la Provincia de Buenos Aires". En *Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires, XVI Congreso Geológico Argentino*. Editado por R. E. del Barrio, R. O. Etcheverry, M. F. Caballé & E. Llambías. La Plata. Relatorio 13, pp. 219-236.
- Dangavs, N. V. & Dallasalda, L. H. (1977)** "Geología, sedimentología y limnología de la laguna de Yalca, Partido de Chascomús, Provincia de Buenos Aires, República Argentina". *Informe para la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires*. (disponible en la Biblioteca Florentino Ameghino de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP). 43 pp.
- Desikachary, T. V. (1959).** "Cyanophyta". Indian Council of Agricultural Research, New Delhi, India. 686 pp.
- Dodds, W. K. (2003)** "The role of periphyton in phosphorus retention in shallow freshwater aquatic systems". *Journal of Phycology*, vol. 39, pp. 840-849.
- Dokulil, M. T. & Teubner, K. (2003)** "Eutrophication and restoration in shallow lakes-the concept of stable equilibria revisited". *Hydrobiologia*, vol. 506-509, pp. 29-35.
- Dole-Olivier, M.-J., Galassi, D. M. P., Marmornier, P. & Creuzé des Châtelliers, M. (2000)** "The biology and ecology of lotic microcrustaceans". *Freshwater Biology*, vol. 44, pp. 63-91.
- Dos Santos, A., Cano, M. G. & Casco, M. A. (2008)** "Contenido clorofílico del epifiton sobre *Scirpus californicus* en la laguna La Rosita (Partido de Castelli)". *Biología Acuática*, vol. 24, pp. 149-156.
- Drago, Fabiana (2004)** "Dinámica estacional y ecología de parásitos de pejerrey, *Odonesthes bonariensis* (Cuvier & Valenciennes, 1835) en lagunas de la Provincia de Buenos Aires". Tesis doctoral. (disponible en la Biblioteca Florentino Ameghino de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, Tesis N° 0852)
- Dussart, B. (1966)** "Limnologie. I' Etude des Eaux Continentales". Editorial Gauthier-Villars, Paris. 678
- Echenique, R. O. (2001)** "Fitoplancton de la laguna Vitel II (Buenos Aires, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, vol. 36, pp. 217-227.
- Eminson, D. & Moss, B. (1980)** "The composition and ecology of periphyton communities in freshwaters. 1. The influence of host type and external environment on community composition". *British Phycology Journal*, vol. 15, pp. 429-446.
- Esquiú, K. S., Escalante, A. H., Solari, L. C. (2005)** "Algas no planctónicas: un experimento de colonización". *Biología acuática*, vol. 22, pp. 103-110.
- Esquiú, K. S., Escalante, A.H., Solari, L. C. (2008)** "Algas epífitas indicadoras de la calidad del agua en arroyos vinculados a la Laguna de los Padres". *Biología acuática*, vol. 24, pp. 95-102.

- Etcheverry, R. O. (2003)** "Introducción". En *Inundaciones de la región pampeana*. Editado por O. Maiola, N. Gabellone & M. Hernández. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Ettl, H. (1978)** "Xanthophyceae". En *Süsswasserflora von Mitteleuropa*. Gustav Fisher Verlag, Jena. Vol 3/1, 530 pp.
- Fernández Cirelli, A. & Miretzky, P. (2004)** "Ionic relations: a tool for studying hydrogeochemical processes in Pampean shallow lakes (Buenos Aires, Argentina)" *Quaternary International* 114: 113-121.
- Flödder, S., Combüchen, A., Pasternak, A. & Hillebrand, H. (2006)** "Competition between pelagic and benthic microalgae for phosphorus and light". *Aquatic Sciences*, vol. 68, pp. 425-433.
- Folke, C., Carpenter, S. R., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., & Holling C. S. (2004)** "Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management". *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, vol. 35, pp. 557-581.
- Frémy, P. (1930)**. "Les Myxophyceés de l' Afrique équatoriale française". *Archives de Botanique, Mémoires*, vol. 3, no. 2, 507 pp.
- Frenguelli, J. (1956)** "Rasgos generales de la hidrografía de la Provincia de Buenos Aires". *Laboratorio de Ensayo de Materiales e Investigaciones Tecnológicas (LEMIT), Ministerio de Obras Públicas de la Pcia. de Buenos Aires*. pp. 1-19.
- Fryer, G. (1968)** "Evolution and adaptive radiation in the *Chydoridae* (Crustacea: Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology". *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, serie B, Biological Sciences (1934-1990)*, vol. 254, no. 795, pp. 221-385.
- Gabellone, A. N., Solari, L. & Claps, M. C. (2001)** "Planktonic and physico-chemical dynamics of a markedly fluctuating backwater pond associated with a lowland river (Salado River, Buenos Aires, Argentina)". *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, vol. 6, pp.133-142.
- Gabellone, A. N., Sarandon, R. & Claps, C. (2003)** "Capítulo 5: Caracterización y zonificación ecológica de la Cuenca del Río Salado". En *Inundaciones de la región pampeana*. Editado por O. Maiola, N. Gabellone & M. Hernández. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina. pp. 87-122.
- Galanti, G. & Romo, S. (1997)** "Epiphyton biomass on the floating leaved water chestnut (*Trapa natans*) and its importance for the carbon balance in the eutrophic Lake Candia (N. Italy)". *Memories.dell Istituto italiano Idrobiologia*, vol. 56, pp. 95-111.
- Geitler, L. (1932)**. "Cyanophyceae". En *Rabenhorst's Kryptogamen Flora von Deutschland Österreich und der Schweiz.*, Editado por Rabenhorst, L. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig, Germany. Vol. 14, 1196 pp
- Germain, H. (1981)**. "Flore des diatomeés, euax douces et saumâtres". Societé Nouvelle des Editions Boubeé, París. 444 pp.

- Giorgi, A. & Malacalza, L. (1994)** "Biomass variation of microphytobenthos in a plain stream". *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, vol. 25, pp. 1883-1887.
- Giorgi, A., Feijoo, C. S., Calviño, P. & Duttweiler, F. (1998)** "Annual variation of periphyton biomass in two plain streams with different macrophyte abundance. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, vol. 26, pp. 1998-1701.
- Goldsborough & Hickman, M. (1991)** "A comparison of periphytic algal biomass and community structure on *Scirpus validus* and on a morphological similar artificial substratum. *Journal of Phycology*, vol. 27, no. 2, pp. 196-206.
- Goldsborough L. G. & Robinson G. G. C. (1996)** "Chapter 4: Patterns in wetlands". En *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*. Editado por R. J. Stevenson, M. L. Bothwell & R. L. Lowe. Academic Press, California, U.S.A. pp. 77-117.
- Golterman, H. L. (2002)** "Archimedes and a too simple model of competition between a macrophyte and phytoplankton. A satirical play for two limnologists". *Hydrobiologia*, vol. 472, pp. 107-117.
- Gómez, N. (1998)** "Use of epipellic diatom for evaluation of water quality in the Matanza-Riachuelo (Argentina), a pampean plain river". *Water Research*, vol. 32, pp. 2029-2034.
- Gómez, N. (1999)** "Epipellic diatoms of a high contaminated basin from Argentina (Matanza-Riachuelo river): biotic indices and multivariate analysis". *Aquatic Ecosystem Health & Management*, vol. 2, pp. 301-309.
- Gómez, N. & Licursi, M. (2001)** "The Pampean Diatom Index (IDP) for assessment of rivers and streams, Argentina". *Aquatic Ecology*, vol. 35, no. 2, pp. 173-181.
- Gómez, N., Bauer, D. E., Licursi, M., Hualde, P. R. (2002)** "Planktonic and periphytic coastal algae of the Río de la Plata, Argentina". *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, vol. 28, pp. 254-258.
- Gómez, N., Licursi, M., Bauer, D. E. & Sierra, M. V. (2003)** "Reseña sobre modalidades de estudio mediante la utilización de microalgas en la evaluación y monitoreo de algunos sistemas lóticos pampeanos bonaerenses". *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, vol. 38, no. 1-2, pp. 93-103.
- Gómez, N., Licursi, M., Hualde, P. R. (2003)** "Epiphytic algae on the bulrush (*Scirpus californicus* (Mey.) Steud.) in the Río de la Plata (Argentina): structure and architecture". *Archive für Hydrobiologie Supplement Large rivers*, vol. 14, no.3-4, pp. 231-247.
- Gómez, S. E. & Toresani, N. I. (1999)** "Región 3. Pampas". En *Los humedales de la Argentina: Clasificación, situación actual, conservación y legislación*. Editado por P. Canevari, D. Blanco, E. Bucher, G. Castro & I. Davison. Wetlands International, Buenos Aires. Publicación 46. pp 97-113.
- Graham, L. E. & Wilcox, L. W. (2000)** *Algae*. Prentice Hall Inc., Upper Saddle River, NJ, U.S.A. 640 pp.

- Grim, V. & Wissel, C. (1997)** "Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion". *Oecologia*, vol.109, pp. 323-334.
- Guarrera, S. A. (1962)** "Estudios limnológicos en la laguna de San Miguel del Monte (Provincia de Buenos Aires, República Argentina) con especial referencia al fitoplancton". *Revista Museo de La Plata (NS) Botánica*, vol. 9, no. 40, pp. 125-174.
- Guarrera, S. A., Cabrera, S. M., López, F. P. & Tell, H. G. (1968)** "Fitoplancton de las aguas superficiales de la Provincia de Buenos Aires. I Área Pampa Deprimida". *Revista Museo de La Plata (NS) Botánica*, vol. 10, no. 49, pp. 223-331.
- Guarrera, S. A., Malacalza, L. & López, F. P. (1972)** "Fitoplancton de las aguas superficiales de la Provincia de Buenos Aires. II Complejo Lagunar Salada Grande; Encadenadas del Oeste y Encadenadas del Sur". *Revista Museo de La Plata (NS) Botánica*, vol.12, pp. 161-222.
- Guillard, R. R. L. (1978)** "7.2.2: Counting slides". En *Phytoplankton Manual*. Editado por A. Sournia. UNESCO, París, Francia. pp 182-189.
- Gunderson, L. (2003)** "Ecological resilience in theory and application". *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, vol. 31, pp. 425-439.
- Hansson, L.-A. (1988 a)** "Effects of competitive interactions on the biomass development of planktonic and periphytic algae in lakes". *Limnology & Oceanography*, vol. 33, no. 1, pp. 121-128.
- Hansson, L.-A. (1988 b)** "Chlorophyll determination of periphyton on sediments: identification of problems and recommendations of method". *Freshwater Biology*, vol. 20, pp. 347-352.
- Hansson, L.-A. (1992)** "Factors regulating algal biomass". *Limnology & Oceanography*, vol. 37, no. 2, pp. 322-32.
- Hansson, L.-A. (1996)** "Algal recruitment from lake sediments in relation to grazing, sinking, and dominance patterns in the phytoplankton community". *Limnology & Oceanography*, vol. 41, no. 6, pp. 1312-1323.
- Hargeby, A., Blindow, I. & Hansson, L.-A. (2004)** "Shifts between clear and turbid states in a shallow lake: multicausal stress from climate, nutrients and biotic interactions". *Archiv für Hydrobiologie*, vol. 161, no. 4, pp. 433-454.
- Hellebust, J. A. & Lewin, J. (1977)** "Chapter 6: Heterotrophic nutrition". En *The Biology of diatoms*. Editado por D. Werner. Botanical Monographs, Volumen 13. Editores generales, J. H. Burnett, H. G. Baker, H. Beevers & F. R. Whatley. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Great Britain. pp. 169-197.
- Hill, W. (1996)** "Chapter 5: Effects of light". En *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*. Editado por R. J. Stevenson, M. L. Bothwell & R. L. Lowe. Academic Press, California, U.S.A. pp. 121-148.
- Hilt (nee Korner), S. (2006)** "Allelopathic inhibition of epiphytes by submerged macrophytes". *Aquatic Botany*, vol. 85, pp. 252-256.

- Hindák, F. (1977).** "Studies on the Chlorococcal algae (Chlorophyceae) I". En *Biologické Práce*. Veda, Bratislava, Praga. Vol. 23, 190 pp.
- Hindák, F. (1980).** "Studies on the Chlorococcal algae (Chlorophyceae) II". *Biologické Práce*. Veda, Bratislava, Praga. Vol. 26 no. 6, 196 pp.
- Hindák, F. (1984).** "Studies on the Chlorococcal algae (Chlorophyceae) III". *Biologické Práce*. Veda, Bratislava, Praga. Vol. 30, no. 1, 312 pp.
- Hindák, F. (1988).** "Studies on the Chlorococcal algae (Chlorophyceae) IV". *Biologické Práce*. Veda. Bratislava, Praga. Vol. 34, no. 1-2, 264 pp.
- Hindák, F. (1990).** "Studies on the Chlorococcal algae (Chlorophyceae) V". VEDA, Vydovateľstvo Slovenskej Akadémie Vied, Vol. 36, 228 pp.
- Hoagland, K. D., Roemer, S. C. & Rosowski, J. R. (1983)** "Colonization and community structure of two periphyton assemblages with emphasis on the diatoms (Bacillariophyceae)". *American Journal of Botany*, vol. 69, no. 2, pp. 188-213.
- Hodgson, L. M., Linda, S. B., & Canfield, D. JR. (1986)** "Periphytic algal growth in a hypereutrophic Florida Lake following a winter decline in phytoplankton". *Biological Sciences*, vol. 4, pp. 234-241.
- Holling, C. S. (1973)** "Resilience and stability of ecological systems". *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 4, pp. 1-23.
- Horppila, J. & Nurminen, L. (2001)** "The effect of an emergent macrophyte (*Typha angustifolia*) on sediment resuspension in a shallow north temperate lake". *Freshwater Biology*, vol. 46, pp. 1447-1455.
- Huber-Pestalozzi, G. (1955).** "Euglenophyceen". En *Huber-Pestalozzi Das phytoplankton des Süßwassers. Die Binnengewässer*. Editado por Thieneman, A., Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, Germany. Vol. 16, no. 4, 606 pp.1
- Huber-Pestalozzi, G. (1961).** "Chlorophyceae (Grünalgen) Ordnung Volvocales. En *Das phytoplankton des Süßwassers. Die Binnengewässer*". Editado por Thienemann, A. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, Germany. Vol. 16, no. 5, 744 pp.1
- Huber-Pestalozzi, G. & Fott, E. (1968).** "Cryptophyceae, Chloromonadochyceae und Dinophyceae". En *Huber-Pestalozzi Das phytoplankton des Süßwassers. Die Binnengewässer*. Editado por Thienemann, A., Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, Germany. Vol. 16, no. 3, 322 pp.
- Hudon, C., Duthie, H. C. & Paul, B. (1987)** "Physiological modifications related to density increase in periphytic assemblages". *Journal of Phycology*, vol. 23, pp. 393-399.
- Hutchinson, G. E. (1975)** "Chapter 32: The algal benthos". En *A treatise in limnology III Limnological Botany*. John Wiley & Sons, New York. pp. 509-571.

- Izaguirre, I. & Vinocur, A. (1994 a)** "Typology of shallow lakes of the Salado River basin (Argentina), based on phytoplankton communities". *Hydrobiologia*, vol. 277, pp. 49-62.
- Izaguirre, I. & Vinocur, A. (1994 b)** "Algal assemblages from shallow lakes of the Salado River Basin (Argentina)". *Hydrobiologia*, vol. 289, pp. 57-64.
- James, W. F. & Barko, J. W. (1998)** "Chapter 10: Effects of submerged aquatic macrophytes on nutrient dynamics sedimentation and resuspension". En *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. Editado por E. Jeppesen, M. Sondergaard, M. Sondergaard & K. Christoffersen. Springer-Verlag, New York. pp. 197-214.
- James, W. F., Best, E. P. & Barko, J. W. (2004 a)** "Sediment resuspension and light attenuation in Peoria Lake: can submerged macrophytes improve water quality in this shallow system?" *Hydrobiologia*, vol. 515, pp. 193-201.
- James, W. F., Barko, J. W. & Butler, M. G. (2004 b)** "Shear stress and sediment resuspension in relation to submersed macrophyte biomass". *Hydrobiologia*, vol. 515, pp. 181-191.
- Jones, R. C. & Mayer, K. B. (1983)** "Chapter 2: Seasonal changes in the taxonomic composition of epiphytic algal communities in Lake Wingra, Wisconsin, U.S.A". En *Periphyton of Freshwater Ecosystems*. Editado por R. G. Wetzel. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. pp. 11-15.
- Kairesalo, T. (1983)** "Chapter 19: Dynamics of epiphytic communities on *Equisetum fluviale* L.". En *Periphyton of Freshwater Ecosystems*. Editado por R. G. Wetzel. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. pp. 153-160.
- Kingston, J. C., Lowe, R. L., Stoermer, E. F. & Ladewski, T. B. (1983)** "Spatial and temporal distribution of benthic diatoms in northern Lake Michigan". *Ecology*, vol. 64, no. 6, 1566-1580.
- Kiss, M. K., Lakatos, G., Borics, G., Gido, Z. & Deák, C. (2003)** "Littoral macrophyte –periphyton complexes in two Hungarian shallow waters". *Hydrobiologia*, vol. 506-509, pp. 541-548
- Kómarek, J. & K. Anagnostidis. (1986)** "Modern approach to the classification system of Cyanophyta. 2. Chroococcales". *Archiv für Hydrobiologie /Algological Studies*, Suppl. 73/vol. 43, pp. 157-226.
- Kómarek, J. & K. Anagnostidis. (1989)** "Modern approach to the classification system of Cyanophyta. 4. Nostocales". *Archiv für Hydrobiologie /Algological Studies*, Suppl. 82/vol. 56, pp. 247-345.
- Kómarek, J. & Anagnostidis K. (1998)** *Cyanoprokariota. 1st Part: Chroococcales*. En. Süßwasserflora von Mitteleuropa, Band 19/1. Editado por Ettl, H. Gürtner, G., Heynigh, H. & Mollenhauer, D. Gustav Fisher, Germany. 548 pp.
- Kómarek, J. & Anagnostidis K. (2005)** *Cyanoprokariota. 2nd Part: Oscillatoriales*. Süßwasserflora von Mitteleuropa, Band 19/2. Editado por B. Büdel, L. Krienitz, G. Gärtner & M. Schagerl. Elsevier Spektrum Akademischer Verlag, München. 759 pp.

- Kómarek, J. & Fott, B. (1983)** "Chlorophyceae (Grünalgen), Ordnung Chlorococcales. En *Huber-Pestalozzi Das Phytoplankton des Süßwassers. Die Binnengewässer*. Editado por Thienemann, A., G. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung (Nägele u Obermiller), Stuttgart, Germany. Vol. 16, no. 7/1, 1044 pp.1
- Kovach, F. (2001)** *Multivariate Statistical Package (MVSP) Versión 3.12*. Kovach Computing Service, Pentraeth, United Kingdom.
- Kramer, K. & Lange Bertalot, H. (1985)** "Naviculaceae". *Bibliotheca Diatomologica*. J. Cramer, Berlín-Suttgart. Vol. 9, 230 pp.
- Kramer, K. & Lange-Bertalot H. (1986)** "Bacillariophyceae: Naviculaceae". En *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Editado por Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H. & Mollenhauer. D. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-New York. Vol 2/1, 876 pp.
- Kramer, K. & Lange-Bertalot H. (1988)** "Bacillariophyceae: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae". En *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Editado por Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H. & Mollenhauer. Gustav Fischer Verlag, Jena. Vol 2/2, 596 pp.
- Kramer, K. & Lange-Bertalot H. (1991)** "Bacillariophyceae: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae". En *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Editado por Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H. & Mollenhauer. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-Jena. Vol 2/3, 576 pp.
- Kramer, K. & Lange-Bertalot H. (1986)** "Bacillariophyceae: Achnanthaceae. Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolate) und Gomphonema". En *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Editado por Ettl, H., Gärtner, G., Gerloff, J., Heynig, H. & Mollenhauer, D. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-Jena. Vol 2/4, 437 pp.
- Lassen, C., Revsbech, N. P. & Pedersen, O. (1997)** "Macrophyte development and resuspension regulate the photosynthesis and production of benthic algae". *Hydrobiologia*, vol. 350, pp. 1-11.
- Lee, R. E. (1999)** *Phycology*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido 614 pp.
- LEMIT, Laboratorio de Ensayos de Materiales e Investigaciones Tecnológicas, Ministerio de Obras Públicas (1975)** *Mapa geológico de la Provincia de Buenos Aires: Programa para la planificación y uso de los recursos naturales*. Consejo Federal de Inversiones (CFI), La Plata. 61 pp.
- Libouriussen, L. (2003)** "Production, regulation and ecophysiology of periphyton in shallow freshwater lakes. PhD Thesis. National Environmental Research Institute, Dinamarca. 47 pp.
- Libouriussen, L. & Jeppesen, E. (2006)** "Structure, biomass, production and depth distribution of periphyton on artificial substratum in shallow lakes with contrasting nutrient concentrations". *Freshwater Biology*, vol. 51, pp. 95-109.
- Licursi, M. & Gómez, N. (2002)** "Benthic diatom and some environmental condition in three lowland streams of Pampean Plain. *Annales de Limnologie*, vol. 38, no. 2, pp.109-118.

- Licursi, M. & Gómez, N. (2003)** "Aplicación de índices bióticos en la evaluación de la calidad del agua en sistemas lóticos de la llanura pampeana a partir del empleo de diatomeas". *Biología acuática*, vol. 21, pp. 31-49.
- Loeb, S. L. & Reuter, J. E. (1981)** "The epilithic periphyton community: a five lake comparative study of community productivity, nitrogen metabolism and depth distribution of standing crop". *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, vol. 21, pp. 346-352.
- Lopretto E. C. & Tell, H. G. (1995)** "Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio". Editorial Sur, la Plata. Tomos I, II y III.
- Lorenzen, C. J. (1967)** "Determination of chlorophyll and pheopigments spectrometric equations". *Limnology & Oceanography*, vol. 12, pp. 343-346.
- Lowe, R. L. (1996)** "Chapter 3: Periphyton patterns in lakes". En *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*. Editado por R. J. Stevenson, M. L. Bothwell & R. L. Lowe. Academic Press, California, U.S.A. pp. 57-76.
- Lund, J. W., Kipling, C. & Le Cren, E. D. (1958)** "The inverted microscope method of estimating algal number and the statistical basis of estimations by counting". *Hydrobiologia*, vol. 10, pp. 143-170
- Maizels, P., Etchepare, E., Chornomaz, E., Bustingorry, J., Escaray, R. & Conzonno, V. (2003)** "Parámetros abióticos y biomasa planctónica en la laguna Chascomús (Provincia de Bueno Aires). Período de inundación 2002". *Biología Acuática*, vol. 20, pp. 6-11.
- Margalef, R. (1980)** *La biósfera, entre la termodinámica y el juego*. Ediciones Omega, Barcelona. 236 pp.
- Margalef, R. (1983)** *Limnología*. Ediciones Omega. 1010 pp.
- May, R. M. (1977)** "Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states". *Nature*, vol. 269, no. 6, pp. 471-477.
- McNair, S. A. & Chow-Fraser, P. (2003)** "Change in biomass of benthic and planktonic algae along a disturbance gradient for 24 Great Lakes coastal wetlands". *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* vol. 60, pp. 676-689.
- Microsoft Ltd. (2003)** *Paquete informático Microsoft Office* que incluye a los programas *Microsoft Office Word*, *Microsoft Office Excel* y *Microsoft Office Power Point*. Utilizado bajo licencia de la Universidad de Sevilla.
- Ministerio de Asuntos Agrarios (1978)** *Guía para el uso y manejo de los recursos suelo y vegetación de la depresión del Salado*. Publicación Oficial. La Plata, AR., 58 pp.
- Miretzky, P., Maidana, N. I. & Fernández Cirelli, A. (2002)** "Stability of diatom composition in a variable lake environment: Lake Chascomús Argentina". *Limnology*, vol. 3, pp. 77-85.
- Miretzky, P. & Fernández Cirelli, A. (2004)** "Silica dynamics in a pampean lake (Lake Chascomús, Argentina)". *Chemical Geology*, vol. 203, pp. 109-122

- Modenutti, B. & Balseiro, E. (1995)** "Muestreos y Error". En *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio*. Editado por E. Lopretto & H. G. Tell. Ediciones Sur, La Plata, Argentina. pp. 351-377.
- Moncaut, C.A. (2003)** "Capítulo 1: Inundaciones y sequías, tienen raíces añejas en la pampa bonaerense (1576-2001)". En *Inundaciones de la región pampeana*. Editado por O. Maiola, N. Gabellone & M. Hernández. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina. pp. 27-49.
- Moss, B. (1977)** "Adaptations of epipellic and epipsammic freshwater algae". *Oecologia*, vol. 28, pp. 103-108.
- Moss, B. (1994)** "Brackish and freshwater shallow lakes - different systems or variations on the same theme?" *Hydrobiologia*, vol. 275-276, pp. 1-14.
- Mundy, S. J. & Hann, B. J. (1996)** "Snail-periphyton interactions in a prairie wetland". University Field Station (Delta Marsh) Annual Report, no. 31, pp. 40-52.
- Nandini, S., Enriquez García, C. & Sarma, S. S. S. (2007)** "A laboratory study on the demography and competition of three species of littoral cladocerans Lake Huetzalin, Xochimilco, México". *Aquatic Ecology*, vol. 41, pp. 547-556.
- NERCS (2007)** "Plant database. Conservation plant characteristics for *Schoenoplectus californicus*". Base de datos de la National Resources Conservation Service, United States Department of Agriculture (USDA). Disponible en: www.usda.gov/charinfo/
- Neri Lake Group (2008)** Base de publicaciones de la página web del grupo de investigación. Universidad de Aarhus, Dinamarca. Disponible en www.dmu.dk/International/Publications
- Odum, H. T. (1980)** *Ambiente, energía y sociedad*. Ensayo 10. Colección Blume Ecología. Editorial Blume, Barcelona. 409 pp.
- Olivier, S. R. (1952)** "Contribución al conocimiento limnológico de la laguna Salada Grande (Provincia de Buenos Aires, Argentina). I. Distribución horizontal del plancton". *Revista Brasileira de Biología*, vol. 12, no. 2, pp. 161-180.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burges, S. N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A. D., Illanga, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Colby, J. L., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreaux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P. & Kassen, K. (2001)** "Terrestrial ecoregions of the World: A new map of life on Earth". *Bioscience*, vol. 51, no. 11, pp. 933-938.
- Pastore, P. M. (1991)**. "Productividad aérea y subterránea de *Schoenoplectus californicus* en dos arroyos de la Provincia de Buenos Aires". *Biología Acuática*, no. 15, pp. 154-155.
- Paterson, D. M. (1989)** "Short-term changes in the erodibility of intertidal cohesive sediments related to the migratory behavior of epipellic diatoms". *Limnology & Oceanography*, vol. 31, no. 4, pp. 223-234.
- Peters, R. H. (1983)** *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, London. 329 pp.

- Peterson, C. G. (1996)** "Chapter 13: Response of benthic algal communities to natural physical disturbance. En *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*. Editado por J. R. Stevenson, M. L. Bothwell & R. L. Lowe. Academic Press, California, USA. pp. 375-402.
- Phillips, G. L., Eminson, D., & Moss, B. (1978)** "A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters". *Aquatic Botany*, vol. 4, pp. 103-126.
- Pizarro, H. & Alemanni, M. E. (2005)** "Variables físico-químicas del agua y su influencia en la biomasa del perifiton en un tramo inferior del Río Luján (Pcia. de Buenos Aires)". *Ecología Austral*, vol. 15, no.1, pp. 73-88.
- Polis, G. A., Anderson, W. B. & Holt, R. D. (1997)** "Toward an integration of landscape and food web ecology: The Dynamics of spatially subsidized food webs". *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 28, pp. 289-316.
- Poulicková, A. Kitner, M. & Hašler, P. (2006)** "Vertical distribution of attached algae in shallow fishponds of different trophic status". *Biologia Bratislava*, vol. 61, no. 1, pp.1-9.
- Prescott, G. W., H. T. Croasdale & Vinyard, W. C. (1975)** "A synopsis of North American Desmids. Part. II. Desmidiaceae: Placodermae. Section 1st". The University of Nebraska Press, USA. 275 pp.
- Prescott, G. W., H. T. Croasdale & Vinyard, W. C. (1977)** "A synopsis of North American Desmids. Part. II. Desmidiaceae: Placodermae. Section 2nd". The University of Nebraska Press, USA. 413 pp.
- Prescott, G. W., H. T. Croasdale, W. C. Vinyard & Bicudo, C. E. (1981)** "A synopsis of North American Desmids. Part. II. Desmidiaceae: Placodermae. Section 3rd". The University of Nebraska Press, USA. 720 pp.
- Prescott, G. W., H. T. Bicudo, C. E. & Vinyard (1982)** "A synopsis of North American Desmids. Part. II. Desmidiaceae: Placodermae. Section 4th". The University of Nebraska Press, USA. 700 pp.
- PRIMER Ltd (2001)** *Programa informático de estadística PRIMER*. Versión 5.2.9. Product AP 5200. Utilizado bajo licencia del Departamento de Biología Vegetal y Ecología de la Universidad de Sevilla.
- Prygiel, J. & Costé, M. (2000)** *Guide méthodologique pour la mise en oeuvre del 'Indice Biologique Diatomées*. Agence de l' Eau Artois-Picardie & CEMAGREF, París. NF T90-354,134 pp.
- Printz, H. (1964)** "Die chaetophorales der Binnengewässer. Eine systematische Übersicht". *Hydrobiologia*, vol. 24, pp. 1-377.
- Quirós, R. (1997)** "Chapter 2. Lakes of Argentina. Section 1. Classification and State of the Environment of the Argentinean Lakes". En *Study Report for the Lake Environment Conservation in Developing Countries: ILEC Workshop on Better Management of the lakes of Argentina* (San Martín de los Andes, Argentina, 24-25 octubre de 1997). pp 29-50.

- Quirós, R. (2000)** “La eutrofización de las aguas continentales de Argentina”. En *El Agua en Iberoamérica: acuíferos, lagos y embalses*. Editado por A. Fernández. CYTED XVII Subprograma VII. Aprovechamiento y Gestión de Recursos Hídricos, Buenos Aires. pp. 43-47.
- Quirós, R. (2003)** “The relationship between nitrate and ammonia concentrations in the pelagic zone of lakes”. *Limnética*, vol. 22, no. 1-2, pp. 37-50.
- Quirós, R., Rennella, A. M., Boveri, M. B., Rosso J. J. & Sosnovsky, A. (2002 a)** “Factores que afectan la estructura y el funcionamiento de las lagunas pampeanas”. *Ecología Austral*, vol. 12, pp.175-185.
- Quirós, R., Rosso, J. J., Renella, A., Sosnovsky, A. & Boveri, M. (2002 b)** “Análisis del estado trófico de las lagunas pampeanas (Argentina)”. *Interciencia*, vol. 27, no. 11, pp. 584-591.
- Quirós, R., Boveri, M. B., Petracchi, C. A., Rennella A. M., Rosso, J. J., Sosnovsky, A. & Vonbernard, H. T. (2005)** “Los efectos de la agriculturización del humedal pampeano sobre la eutrofización de sus lagunas”. En *Eutrofização na América do Sul: Causas, conseqüências e tecnologias de gestão*. Rede EUTROSUL, PROSUL, São Carlos, Brasil. En prensa. Artículo disponible online: [www. agro.uba.ar/users/quiros/drafts/HumedalPampeanoEUTROSUL2005.pdf](http://www.agro.uba.ar/users/quiros/drafts/HumedalPampeanoEUTROSUL2005.pdf)
- Ramírez, B. (2005)** Distribución vertical de clorofila en los fiordos australes ubicados entre el estrecho de Magallanes y el Cabo de Hornos (Chile). *Ciencia y Tecnología del Mar*, año 002, vol. 28, pp. 43-61.
- Randhawa, M. S. (1959)** “*Zygnemaceae*”. Indian Council of Agricultura Research, New Delhi. 478 pp.
- Resilience Alliance (2008)** Base de publicaciones de la página web de la organización. Disponibles online en www.resalliance.org
- Reynolds, C. S. (1984)** *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press. 384 pp.
- Ringuelet, R. A. (1955)** “Panorama zoogeográfico de la Provincia de Buenos Aires. *Notas del Museo de la Plata*. Serie Zoología, vol. 18, no. 156, pp. 1-15.
- Ringuelet, R. A. (1962)** “Rasgos principales de las lagunas pampeanas con criterio bioecológico”. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires*, vol. 3, pp. 321-337.
- Ringuelet, R. A. (1968)** “Tipología de las lagunas de la Provincia de Buenos Aires. La limnología regional y los tipos lagunares”. *Physis*, vol. 28, pp. 65-76.
- Ringuelet, R. A. (1972)** “Ecología y biocenología del hábitat lagunar o lago de tercer orden de la Región Neotrópica Templada (Pampasia sudoriental de la Argentina)”. *Physis*, vol. 31, pp. 55-76.
- Ringuelet, R. A. Olivier, S. R., Guarrera, S. A., Aramburu, R.H. (1955)** “Observaciones sobre antoplancton y mortandad de peces en la Laguna del Monte (Buenos Aires, Argentina)”. *Notas del Museo de La Plata, Sección Zoología*, vol. 18, no. 159, pp. 71-80.

- Ringuelet, R. A., Salibián, A., Claverie, E. & Ilhero, S. (1967)** "Limnología química de las lagunas pampásicas (Provincia de Buenos Aires)". *Physis*, vol. 27, no. 74, pp. 201-221.
- Robinson, G. G. C. (1983)** "Chapter 30: Methodology: the key to understanding periphyton". En *Periphyton of Freshwater Ecosystems*. Editado por R. G. Wetzel. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. pp. 245-251.
- Rodriguez, P., Pizarro, H., Maidana, N., Dos Santos Afonso, M. & Bonaventura, S. M. (2006)** "Environmental factors affecting the epixylic algae from a polluted lowland river of Buenos Aires Province". *Cryptogamie Algologie*, vol. 2, pp. 63-83.
- Romo, S. & Galanti, G. (1998)** "Vertical distribution of epiphytic algae on water chesnut (*Trapa natans*)". *Archive für Hydrobiologie*, vol. 141, no. 4, pp. 483-504.
- Roos, P. J. (1983 a)** "Chapter 1: Dynamics of periphyton community". En *Periphyton of Freshwater Ecosystems*. Editado por R. G. Wetzel. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. pp. 5-10.
- Roos, P. J. (1983 b)** "Chapter 9: Seasonal changes in diatom-structure of periphyton from two localities. in Lake Maarsseveen: community indices". En *Periphyton of Freshwater Ecosystems*. Editado por R. G. Wetzel. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, pp. 59-61.
- Rott, E. (1981)** "Some results from phytoplankton counting intercalibrations". *Schweizerische zeitschrift für Hydrologie*, vol. 43, no. 1, pp. 34-62.
- Round, F. E. (1957)** "Studies on bottom living algae in some lakes of the English lake district. Part III. The distribution on the sediments of algal groups other than the Bacillariophyceae". *Journal of Ecology*, vol. 45, no. 3, pp. 649-664.
- Round, F. E. (1981)** *The ecology of algae*. Cambridge University Press. 653 pp.
- Round, F. E., Crawford, R. M. & Mann, D. G. (1990)** *The diatoms. Biology & morphology of the genera*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. 747 pp.
- Ryding, S. O. & Rast, W. (1992)** *El control de la eutrofización en lagos y pantanos*. Ediciones Pirámide, Madrid. 375 pp.
- Sala, J. M. (1975)** "Recursos hídricos (especial mención de las aguas subterráneas)". En *IV Congreso de Geología Argentino*, Buenos Aires. Relatorio, pp. 169-194.
- Sand-Jensen, K. & Borum, J. (1991)** "Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries". *Aquatic Botany*, vol. 41, pp. 137-175.
- Scheffer, M. (1998)** *Ecology of Shallow Lakes*. Editado por M.B. Usher, D. L. De Angelis & B.F. J. Manly. Population and Community Biology series. Chapman & Hall, Londres. 357 pp.
- Scheffer, M., Hosper, S. H., Meijer, M.-L., Moss, B. & Jeppesen, E. (1993)** "Alternative equilibria in shallow lakes". *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 8, no. 8, pp. 275-279.

- Scheffer, M., & Jeppesen, E (1997)** "Chapter 31: Alternative stable states". En *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. Editado por E. Jeppesen, M. Sondergaard, M. Sondergaard & K. Christoffersen. Springer-Verlag, New York. Vol. 131, pp.197-214.
- Scheffer, M., Carpenter, S. R., Foley, J. A., Folke, C. & Walker, B. (2001)** "Catastrophic shifts in ecosystems". *Nature*, vol. 413, pp. 591-596.
- Scheffer, M. & Carpenter, S. R. (2003 a)** "Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation". *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 18, no. 12, pp. 648-656.
- Scheffer, M., Szabo S., Gragnani, A., Van Nes, E. H., Rinaldi, S. & Kautsky, N. (2003 b)** "Floating plant dominance as a stable state". *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)* Vol 100, no. 7, pp. 4040-4045.
- Scheffer, M. & Van Nes, E. H. (2007)** "Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size". *Hydrobiologia*, vol. 584, pp. 455-466.
- Schindler, D. E. & Scheuerell, M. D. (2002)** "Habitat coupling in lake ecosystems". *Oikos* vol 98, pp.177-189.
- Schoeman, F. R., Archibald, R. E. M. & Ashton, P. J. (1984)** "The diatom flora in the vicinity of Pretoria Salt Pan, Transvaal, Republic of South Africa. Part III". *South African Journal of Botany*, vol. 3, pp.191-207.
- Semina, H. J. (1978)** "7.2.1: Concentrating phytoplankton". En *Phytoplankton Manual*. Editado por A. Sournia. UNESCO, París, Francia. p.181.
- Smith, D. H., Madsen, J. D., Dickinson, K. L., AND Beitingger, T. L. (2002)** "Nutrient effects on autofragmentation of *Myriophyllum spicatum*". *Aquatic Botany*, vol. 74, pp. 1-17.
- Solari, L. C.; Mac Donagh, M. E., & Ruiz, G. (2002)** "Vertical distribution of phytoplankton in a pampean shallow lake". *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, vol. 28, pp.1362-1365.
- Solari, L. C., Gabellone, N., Mac Donagh, M. E. & Ruiz, G. (2003)** "Estructura y dinámica de fitoplancton en la cuenca de una laguna pampeana (San Miguel del Monte, Buenos Aires, Argentina)". *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* vol. 38, pp. 65-73.
- SPSS Inc. (2005).** *Programa de estadística SPSS*. Versión 14.0.1. Utilización bajo licencia Apache, Universidad de Sevilla.
- Stahl-Delbanco, A. & Hansson, L-A. (2002)** "Effects of bioturbation on recruitment of algal cells from the "seed bank" of lake sediments". *Limnology & Oceanography* vol. 47, no. 6, pp. 1836-1843.
- Stahl-Delbanco, A., Hansson, L.-A., & Gilström, M. (2003)** "Recruitment of resting stages may induce bloom of *Microcystis* at low N:P ratios". *Journal of Plankton Research*, vol. 25, no. 9, pp. 1099-1106.

- Steinman, A. D., Meaker, R. H., Rodusky, A. J., Davis, W. P., & Mc Intire, C. D. (1997)** "Spatial and temporal distribution of algal biomass in a large, subtropical lake". *Archiv für Hydrobiologie*, vol. 139, no. 1, pp. 29-50.
- Stevens, M. & Hoag, (2007)** "California Bulrush". *The PLANTS Database*. National Plant Data Center and Idaho Plant Materials Center, United States Department of Agriculture, NERCS. Disponible en <http://plants.usda.gov>
- Strayer, D. & Likens, G. E. (1986)** "An energy budget for the zoobenthos of Mirror Lake, New Hampshire". *Ecology*, vol. 67, no. 2. pp. 303-313.
- Sultana, M., Asaeda, T., Manatunge, J., & Ablimit, A. (2004)** "Colonisation and growth of epiphytic algal communities on *Potamogeton perfoliatus* under two different light regimes". *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, vol. 38, pp. 585-594.
- Sunding, K., Gross, K. L. & Houseman, G. R. (2001)** "Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology". *Trends in Ecology and Evolution*, vol.19, no. 1, pp. 46-53.
- Tell, H. G. (1971)** *Estudio taxonómico del perifiton de las lagunas Chascomús, El Burro, Yalca y Vitel (Provincia de Buenos Aires, República Argentina)*. Tesis doctoral Universidad Nacional de La Plata. Disponible en: Biblioteca Florentino Ameghino. Tesis N° 295.
- Tell, H.G. (1972)** "Algas epífitas de la lagunas Chascomus, El Burro, Yalca y Vitel (Provincia de Buenos Aires)". *Darwiniana*, vol. 16, pp. 552-567.
- Tell, H.G. (1973)** "Cyanophyta epífitas de las lagunas Chascomús, El Burro, Yalca y Vitel (Provincia de Buenos Aires, Argentina)". *Darwiniana*, vol.18, pp. 129-152.
- Tell, G. (1985)**. "Catálogo de algas de agua dulce de la República Argentina". *Bibliotheca Phycologica*. J. Cramer, Vaduz. No. 70, pp. 283pp
- Tell, G. & V. Conforti (1986)** "Euglenophyta pigmentadas de la Argentina" *Bibliotheca Phycologica* J. Cramer, Berlin. 301 pp.
- Tiffany, L. H. (1937)** "Oedogoniales: Oedogoniaceae". *North America Flora*, vol. 11, pp. 1-102.
- The University of Queensland (2007)**. "References/Bibliography HARVARD STYLE. How-to guide". Documento online (4-12-2007). Disponible en: <http://www.library.uq.edu.au/clientservices/learningskills/informationsskills/howtoguides/citationstyles/havard/havard.doc>
- Tolcach, E. R. & Gomez, N. (2002)** "Effect of translocation of microbenthic communities in a polluted lowland stream". *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte. Limnologie*, vol. 28, pp. 250-253.
- Toresani, N. I., López, H. L. & Gómez, S.E. (1994)** *Lagunas de la Provincia de Buenos Aires*. Contribución Científica del Instituto de Limnología "Dr. R.A Ringuelet" 108 pp.

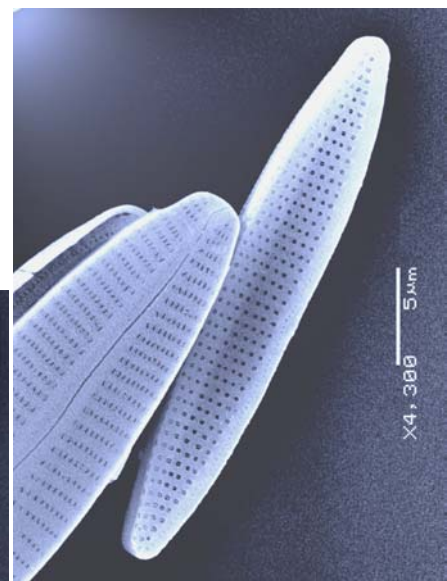
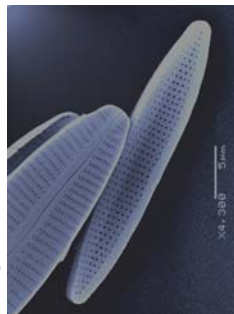
- Torremorel, A., Bustigorry, J., Escaray, R. & Zagarese, H. E. (2007)** "Seasonal dynamics of a large, shallow lake, Laguna Chascomús: The role of light limitation and other physical variables". *Limnologica*, vol. 37, pp. 100-108.
- Tuchman, N. (1996)** "Chapter 10: The role of heterotrophy in algae". En *Algal Ecology. Freshwater Benthic Ecosystems*. Editores, R. J. Stevenson, M. L. Bothwell & R. L. Lowe. Academic Press, California, U.S.A. pp. 299-319.
- Tuji, A. (2000)** "Observation of developmental processes in loosely attached diatom (Bacillariophyceae) communities". *Phycological Research*, vol. 48, pp. 75-84.
- Tur, N. M. (1982)** "Revisión del género Potamogeton L. en la Argentina". *Darwiniana*, no. 24, pp.217-265
- Tur, N. M. & Rossi, J. B. (1976)** "Autoecología de Scirpus californicus. 1. Crecimiento y desarrollo de la parte aérea". *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, vol. 17, no. 1-2, pp. 73-82.
- Vadeboncoeur, Y., Lodge, D. M. & Carpenter, S. R. (2001)** "Whole lake fertilization effects on distribution of primary production between benthic and pelagic habitats". *Ecology*, vol. 82, no. 4, pp. 1065-1077.
- Vadeboncoeur, Y., Vander Zanden, M. J. & Lodge, D. M. (2002)** "Putting the lake back together: reintegrating benthic pathways into lake food web models". *BioScience*, vol. 52, pp. 44–54.
- Vander Zanden, M. J., Chandra, S., Park, S.-K., Vadeboncoeur, Y., & Goldman, C. R. (2006)** "Efficiencies of benthic and pelagic trophic pathways in a subalpine lake". *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 63, pp. 2608-2620.
- Van den Berg, M. S., Scheffer, M., Van Nes, E. H., & Coops, H. (1999)** "Dynamics and stability of *Chara* sp. and *Potamogeton pectinatus* in a shallow lake changing in eutrophication levels". *Hydrobiologia*, vol. 408-409, pp. 335-342.
- Van den Berg, M.S., Joosse, W. & Coops, H. (2003)** "A stadistical model predicting the occurrence and dynamisc of submerged macrophytes in shallow lakes in the Netherlands". *Hydrobiologia*, vol. 506-59, pp. 611-623.
- Van Nes, E. H., Scheffer, M., Van Der Berg, M. & Coops, H. (2002)** "Dominance of charophytes in eutrophic shallow lakes. When should we expect to be an alternative stable state?" *Aquatic Botany*, vol. 72, pp. 275-296.
- Varela, M. (1981)** "El problema de la determinación de clorofila a en el fitobentos: discusión sobre la metodología". *Oecología Aquatica*, vol. 5, pp. 7-19.
- Walker, B., Gunderson, L., Kinzig, A., Folke, C., Carpenter, S. R. & Schultz, L. (2006)** "A handful of heuristics and some propositions for understanding resilience in social-ecological systems". *Ecology and Society* vol.11, no. 1, artículo 13. Disponible online en: [http:// www.ecologyandsociety.org/vol11/iss1/art13/](http://www.ecologyandsociety.org/vol11/iss1/art13/).
- Walsby, A. E. (1997)** "Numerical integration of phytoplankton photosynthesis through time and depth in a water column". *New Phytologist*, no. 136, pp. 189–209.

- Washington State Department of Ecology (2007)** *Searchable Database of the Aquatic Plant Monitoring*. Disponible en:
www.ecy.wa.gov/programs/wq/plants/plantid2/descriptions/myrspi.html
- Weitzel, R. L. (1979)** "Periphyton measurements and applications". En *Methods and measurements of periphyton communities: a review*. ASTM STP 690. Editor R. L. Weitzel. American Society for Testing and Materials, pp.3-33
- Wetlands International (2008)** Base de datos sobre sitios Ramsar. Disponible en:
www.wetlands.org/RSDB
- Wetzel, R. G. (1983)** *Limnología*. Ediciones Omega, S.A., Barcelona. 679 pp.
- Wiegand, G. (1988)** "Notes on pondweeds- outlines for a monographical treatment of the genus *Potamogeton*. L". *Feddes Repertorium*, vol. 7-8, pp. 249-266.
- Williams, A. E., Moss, B., & Eaton, J. W. (2002)** "Fish induced macrophyte loss in shallow lakes: top down and bottom up processes in mesocosm experiments". *Freshwater Biology*, vol. 47, pp. 2216-2232.
- World Wildlife Fund (2008)** Conservation Science Program (CSP). Disponible en:
www.worldwildlife.org/science/ecoregions.
- Yacubson, S. (1965)** "El fitoplancton de la laguna de Chascomús". *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de Las Ciencias Naturales, Serie Hidrobiología*, vol. 1, no. 7, pp. 197-267.
- Yeo, R. R. (1965)** "Life history of Sago Pondweed". *Weeds*, vol. 13, no. 4, pp. 314-321.

TABLAS

Nitzschia amphibia
Complejo Gomphonema parvulum-G. gracile

Vista valvar
Epifiton sobre junco



**>Estados de equilibrio alternativos en la laguna
Lacombe**

Tabla 1 : Precipitaciones

Registros de precipitaciones mensuales y anuales desde enero de 1977 hasta junio de 2002.

Estación meteorológica Lacombe.

Precipitaciones mensuales (mm)													
Mes / año	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989
Enero	99	39	0	56	181	130	65	151	34	105	138	127	61
Febrero	292	117	18	30	80	152	88	171	44	22	98	75	41
Marzo	66	77	57	94	104	166	22	23	33	116	137	300	125
Abril	0	31	48	384	0	46	85	70	154	194	130	32	63
Mayo	96	42	39	71	113	208	87	192	94	32	48	3	4
Junio	17	170	5	121	30	146	25	96	89	65	20	0	33
Julio	15	153	8	106	40	99	23	49	71	45	88	55	65
Agosto	68	37	64	37	10	52	48	56	41	69	45	22	94
Septiembre	41	67	59	22	39	213	105	50	82	110	12	30	17
Octubre	86	112	47	40	35	68	168	255	160	125	119	64	46
Noviembre	134	128	80	180	74	14	33	60	173	149	183	96	58
Diciembre	35	58	105	60	71	114	207	67	38	94	108	79	195

Mes / año	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002
Enero	161	162	115	138	175	8	42,5	103	64	107	59	182	21
Febrero	212	44	75	148	80	102	182	162	33	87	56	77	92
Marzo	112	20	118	41	87	57	25	63	102,5	91	58	225	515
Abril	155	83	65	401	165	303	137	82	232,5	92	119	18	66
Mayo	174	71	31	92	100	0	43	64	77	40	179	95	130
Junio	4	160	181	114	145	42	12	84	6	64	80	40	76
Julio	32	63	38	13	39	43	102	38	27	91	35	59	
Agosto	31	52	112	42	40	13	122	77	4	94	65	191	
Septiembre	48	90	47	84	154	7	46	39	57	87	49	18	
Octubre	153	117	142	130	101	45	94	135	118	4	138	226	
Noviembre	267	65	106	193	61	59	86	219	74	46	124	143	
Diciembre	139	60	66	169	74	29	288	167	99	41	120	62	

Precipitaciones promedio al mes

Respiraciones promedio al mes												
Promedio mensual	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
	91	94	102	95	79	63	63	49	65	102	105	95

Nota: En cálculo de los promedios al mes no se consideraron los registros pertenecientes al año 2002.

Precipitaciones anuales (mm)

Precipitaciones anuales (mm)													
mm al año	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989
	949	1.031	530	1.201	777	1.408	956	1.240	1.013	1.126	1.126	883	802
mm al año	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002
	1.488	987	1.096	1.565	1.221	708	1.180	1.233	894	844	1.082	1.336	900

Nota: el registro para el año 2002 incluye solamente las precipitaciones caídas en los primeros 6 meses del año.

Promedio anual		1.067
----------------	--	-------

Nota: En el cálculo del promedio anual no se consideró el registro perteneciente al año 2002.

Tabla 2: Variables físicas y químicas del agua

a) Valores de cada variable sitios J.

pg. 1 de 4

Las variables medidas en los perfiles se listan primero, detallándose los valores del primer, tercer y quinto nivel y el promedio de valores en el perfil

		JP												JC											
Variable	Z	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
Conductividad (µS/cm)	1	4.120	3.320	3.080	2.320	2.280	2.220	2.370	2.520	1.660	1.600	1.420	1.290	4.140	3.400	3.060	2.430	2.270	2.240	2.340	2.520	1.660	1.610	1.500	1.310
	3	4.130	3.350	3.080	2.310	2.270	2.260	2.350	2.530	1.670	1.610	1.420	1.300	4.160	3.400	3.080	2.440	2.280	2.250	2.340	2.520	1.650	1.610	1.510	1.310
	5	4.130	3.370	3.080	2.360	2.290	2.260	2.340	2.530	1.670	1.630	1.450	1.295	4.160	3.440	3.090	2.470	2.280	2.270	2.330	2.520	1.670	1.620	1.510	1.320
	Media	4.124	3.348	3.078	2.324	2.278	2.238	2.350	2.528	1.668	1.614	1.430	1.294	4.156	3.410	3.078	2.444	2.276	2.254	2.334	2.520	1.660	1.614	1.506	1.314
Turbidez (UNT)	1	106	97	109	33	28	25	30	30	12	18	20	13	83	103	118	26	35	27	20	31	22	21	20	16
	3	120	95	109	26	21	33	18	27	10	19	15	10	78	98	107	27	22	26	21	30	16	15	16	14
	5	180	99	113	25	15	23	22	31	14	17	15	14	95	100	116	31	20	48	36	30	28	23	17	18
	Media	135.2	97	109.4	28.2	21.8	25.2	24	28.4	12.4	19.6	16.2	12.4	82.8	101	112.8	28	24.6	32	23.6	30.8	19.8	18.8	17.8	15
Sólidos suspendidos particulados (mg/l)	1	6.0	112.9	84.0	16.8	22.5	12.0	14.8	21.0	6.0	11.5	7.0	6.7	14.0	77.1	60.0	13.5	18.6	14.0	12.4	21.1	9.0	10.8	9.1	8.0
	3	39.0	98.6	98.7	10.6	12.9	11.5	14.0	19.5	8.8	9.0	7.5	5.8	48.0	100.0	45.3	10.8	12.8	19.3	14.0	22.8	7.5	9.8	10.5	10.5
	5	45.0	52.0	97.3	110.0	17.1	12.5	11.6	9.0	7.0	6.8	7.0	21.5	65.0	85.7	82.7	9.4	14.5	21.3	45.6	22.5	21.5	13.5	7.7	14.8
	Media	39	88.42	100.26	33.16	16.04	11.26	14.56	17.98	6.46	9.81	7.32	9.52	41.6	72.74	68.52	10.98	14.04	15.58	20.08	21.2	11.4	14.42	8.92	10.3
Materia orgánica en suspensión (mg/l)	1	3.9	72.9	70.7	11.0	14.4	7.7	14.8	21.0	6.0	11.0	7.0	5.7	13.2	72.9	48.0	13.5	12.6	9.5	12.4	21.1	9.0	10.8	8.9	6.7
	3	33.4	85.7	68.0	8.3	8.0	7.2	14.0	19.5	8.8	8.5	7.5	5.8	45.3	94.3	38.7	9.0	8.0	12.1	13.6	22.8	7.5	8.5	8.8	7.0
	5	45.0	52.0	77.3	98.5	12.0	8.7	11.6	9.0	7.0	6.8	7.0	10.6	49.8	65.7	62.7	8.0	7.3	10.6	26.4	22.5	16.3	9.8	7.7	10.4
	Media	33.4	70.4	74.4	26.88	10.98	7.7	14	17.98	6.46	8.22	6.82	6.82	37.9	66.76	54.94	9.42	8.38	9.1	16.16	21.2	10.36	10.64	8.5	7.7
Materia inorgánica en suspensión (mg/l)	1	2.1	40.0	13.3	5.8	8.1	4.3	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	1.0	0.8	4.2	12.0	0.0	6.0	4.5	0.0	0.0	0.0	0.2	1.3	
	3	5.6	12.9	30.7	2.3	4.9	4.3	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	2.7	5.7	6.6	1.8	4.8	7.2	0.4	0.0	0.0	1.3	1.7	3.5
	5	0.0	0.0	20.0	11.5	5.1	3.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	10.9	15.2	20.0	20.0	1.4	7.2	10.7	19.2	0.0	5.2	3.7	0.0	4.4
	Media	5.6	18.0	25.9	6.3	5.1	3.6	0.6	0.0	0.0	1.6	0.5	2.7	3.7	6.0	13.6	1.6	5.7	6.5	3.9	0.0	1.0	3.8	0.4	2.6
Polifenoles solubles (mg/l)	1	2.2	5.6	12.0	8.0	4.1	4.3	5.2	3.5	3.8	4.7	7.0	4.2	1.9	5.5	9.9	5.6	3.5	4.2	4.0	3.1	3.2	3.1	4.1	4.1
	3	2.2	6.0	11.7	6.8	4.6	4.9	4.0	3.2	3.2	4.0	4.7	4.2	1.9	6.1	9.9	5.9	3.2	4.0	3.5	3.3	3.1	3.2	4.0	4.2
	5	2.4	6.1	10.2	5.7	4.6	4.2	4.3	3.5	2.9	2.8	4.1	4.2	2.1	3.8	8.7	5.5	3.2	4.1	4.2	3.2	2.9	3.2	4.1	4.0
	Media	2.3	6.0	11.6	6.8	4.5	4.5	4.4	3.3	3.3	3.8	5.2	4.3	2.0	6.0	9.9	5.7	3.2	4.4	3.9	3.3	3.1	3.0	3.9	4.1
Temperatura agua (°C)	1	10.1	13	11.1	22.9	21.3	22.1	27.9	23.5	17.4	17.8	15.5	10.5	10.3	13.5	11.8	23.6	21.7	22.65	26.9	23.7	18.5	18.3	16.3	10.8
	3	9.8	13	11.2	22.9	21.2	22.05	25.8	23	17.4	17.4	15.5	10.6	9.9	13.3	11.5	23	21.4	22.2	26.2	23.1	18	17.4	16.2	10.6
	5	9.8	13	11.1	22.8	20.9	21.85	23.3	23	17.3	17.3	15.6	10.6	9.8	12.9	11.1	22.4	20.9	21.65	23	23	17.9	17.5	16	10.5
	Media	9.88	13	11.16	22.88	21.16	22.02	25.64	23.16	17.38	17.46	15.54	10.56	10	13.24	11.48	23	21.32	22.16	25.3	23.22	18.12	17.7	16.16	10.64
pH	1	9.9	9.9	9.9	9.6	10.1	10.3	9.4	10.0	10.1	9.8	9.6	8.6	10.3	9.9	9.9	9.6	10.1	10.3	10.0	10.4	10.1	9.9	9.8	8.6
	3	9.9	9.9	9.9	9.5	10.0	10.3	10.0	9.7	10.1	9.7	9.6	8.6	9.9	9.9	9.9	9.6	9.9	10.3	9.9	10.3	10.1	9.7	9.8	8.6
	5	9.8	9.8	9.8	9.4	9.9	10.3	9.4	9.6	10.0	9.4	9.4	8.5	9.8	9.9	9.8	9.4	9.9	10.1	9.6	9.9	9.9	9.4	9.4	8.5
	Media	9.9	9.9	9.9	9.5	10.1	10.3	9.8	9.9	10.1	9.7	9.6	8.6	10.0	9.9	9.9	9.5	10.0	10.3	9.9	10.2	10.0	9.6	9.7	8.6
Oxígeno disuelto (mg/l)	1	10.4	8.4	7.9	9.7	11.0	9.9	13.6	7.3	9.5	10.3	10.8	8.4	10.6	8.7	8.3	9.5	9.9	9.5	7.5	6.6	10.3	10.0	11.8	9.0
	3	9.4	8.0	7.7	9.6	10.6	8.3	6.1	6.1	9.3	9.1	10.7	8.6	9.2	8.3	8.0	9.4	9.5	8.3	7.1	6.5	9.9	7.9	11.3	8.5
	5	10.0	8.3	7.6	9.2	9.6	6.4	3.2	6.5	9.0	6.6	10.5	8.3	9.1	7.5	7.3	8.3	8.9	3.3	1.3	6.0	9.0	6.8	11.5	7.6
	Media	9.8	8.3	7.7	9.5	10.5	9.0	7.6	6.4	9.3	8.9	10.7	8.4	9.7	8.1	7.9	9.1	9.4	7.3	5.7	6.3	9.7	8.1	11.6	8.3
Sólidos totales di- sueltos (mg/l)	1	2.096	1.470	1.459	1.548	1.210	1.090	1.234	1.449	862	967	975	844	2.163	1.869	1.715	1.561	1.186	1.215	1.437	1.161	884	1.090	999	926
	3	2.160	1.705	1.582	1.461	1.316	1.092	1.188	1.362	933	1.008	894	912	2.239	1.603	1.480	1.688	1.145	1.140	1.106	1.182	888	1.062	939	922
	5	2.261	1.655	1.507	1.491	1.202	1.346	1.272	1.317	913	1.132	828	798	2.161	1.646	1.465	1.679	1.236	1.131	1.260	1.510	922	1.010	973	868
	Media	2.137	1.576	1.528	1.504	1.247	1.141	1.199	1.374	905	1.021	921	858	2.192	1.706	1.506	1.635	1.193	1.158	1.269	1.296	934	1.046	951	898
Dureza (mg Ca CO ₃ /l)	1	650	150	260	40	156	124	120	130	140	128	130	270	200	260	250	44	132	108	110	200	130	128	110	220
	3	310	230	240	28	148	116	150	240	150	140	160	220	290	270	260	36	56	120	150	190	140	100	160	270
	5	300	300	260	80	140	132	150	170	100	120	120	250	300	320	270	36	136	208	140	170	120	124	150	340
	Media	416.0	266.0	256.0	42.4	144.8	124.0	150.0	182.0	150.0	132.0	138.0	244.0	252.0	250.0	260.0	39.2	98.4	140.0	136.0	180.0	134.0	114.4	142.0	270.0
Reserva alcalina (mg CO ₃ /l)	1	700	600	564	428	460	432	500	536	392	340	328	280	696	644	544	428	480	456	536	500	368	340	336	300
	3	772	588	624	456	492	456	496	528	376	352	340	296	736	644	508	488	468	448	520	556	388	340	336	316
	5	832	660	528	464	460	440	504	500	392	344	324	300	696	652	504	472	468	456	492	540	348	336	336	308
	Media	763	630	572	450	492	453	492	516	389	346	330	293	714	656	522	471	493	4						

Tabla 2 a: (continuación)

		JP												JC											
Variable	Z	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
Magnesio (mg/l)	1	144,0	21,6	55,2	42,7	30,2	18,0	19,4	17,0	26,7	21,4	19,4	34,0	40,8	55,2	40,8	31,4	22,1	14,1	12,2	29,2	17,0	25,3	14,6	29,2
	3	62,4	43,2	45,6	37,0	28,3	16,0	26,7	41,3	19,4	27,2	24,3	29,2	60,0	52,8	48,0	36,3	24,5	17,0	29,2	29,2	24,3	17,5	26,7	41,3
	5	62,4	62,4	50,4	38,4	26,4	15,1	29,2	21,9	14,6	21,4	19,4	36,5	57,6	64,8	52,8	39,1	25,4	33,5	26,7	24,3	21,9	23,3	24,3	68,0
	Media	90,2	52,8	51,8	7,7	26,1	16,0	26,2	27,2	23,8	24,1	20,9	33,5	49,9	49,0	46,6	35,5	24,5	20,4	23,8	27,2	22,4	21,4	21,9	42,3
Cloruro (mg/l)	1	942,3	662,0	662,0	700,9	584,1	525,7	545,2	856,7	350,5	350,5	467,3	311,5	934,6	778,8	739,9	662,0	506,2	545,2	545,2	584,1	350,5	545,2	467,3	311,5
	3	950,1	778,8	739,9	584,1	662,0	467,3	545,2	662,0	389,4	389,4	389,4	311,5	981,3	778,8	662,0	700,9	467,3	506,2	389,4	623,0	350,5	428,3	389,4	311,5
	5	957,9	856,7	739,9	584,1	545,2	545,2	545,2	584,1	389,4	467,3	350,5	311,5	911,2	778,8	623,0	700,9	467,3	506,2	545,2	817,7	350,5	428,3	350,5	311,5
	Media	933	771	716	631	592	502	530	701	374	405	413	304	935	779	678	678	483	514	530	662	382	459	405	312
Bicarbonato (mg/l)	1	347,7	292,8	280,6	268,4	140,3	91,5	347,7	184,8	158,6	194,0	225,7	268,4	335,5	308,7	268,4	262,3	158,6	97,6	187,3	85,4	145,2	184,8	193,4	287,3
	3	381,3	291,6	310,5	290,4	186,7	96,4	180,0	280,0	161,0	225,1	248,3	288,5	341,0	305,6	245,2	301,3	192,8	104,3	205,0	126,9	169,6	228,1	203,1	306,2
	5	469,7	358,7	286,1	330,0	196,4	107,4	361,7	306,2	191,5	273,9	258,0	290,4	353,8	329,4	270,2	325,7	207,4	138,5	289,1	245,8	181,2	262,3	269,0	296,5
	Media	389,3	317,8	286,5	290,1	179,7	100,0	252,9	244,5	168,7	226,9	235,1	283,8	343,1	319,6	257,3	299,9	194,5	111,0	215,9	146,5	165,2	224,6	210,3	300,5
Carbonato (mg/l)	1	174,0	150,0	138,0	78,0	150,0	162,0	73,8	168,0	111,0	71,4	49,8	5,2	174,0	168,0	138,0	78,0	156,0	168,0	168,0	192,0	108,0	78,0	66,8	5,6
	3	192,6	143,4	152,4	81,0	148,2	171,0	150,6	121,8	104,4	62,4	45,0	5,2	194,4	166,2	127,2	90,6	133,8	162,0	150,6	204,6	106,2	55,2	64,2	5,3
	5	176,4	147,0	119,4	64,8	126,0	157,8	70,2	94,2	96,0	33,0	31,8	4,1	166,8	157,8	115,2	69,6	126,6	153,0	99,6	144,0	80,4	35,4	32,4	4,2
	Media	183,6	152,4	139,8	77,3	149,9	167,4	114,7	131,5	105,5	57,4	43,1	4,9	180,8	165,6	129,4	82,6	144,6	162,0	141,5	184,3	100,0	55,3	57,2	5,1
Sulfato (mg/l)	1	64,7	46,4	64,7	41,8	33,5	50,4	26,6	5,8	5,4	4,9	7,7	6,5	65,5	50,4	57,6	43,7	34,1	50,4	31,4	5,6	5,0	3,5	6,7	7,3
	3	68,7	53,6	55,2	43,0	36,7	52,0	25,8	4,9	4,9	4,9	7,7	6,7	66,3	52,0	58,4	43,0	34,8	48,8	26,6	5,1	19,4	4,2	6,7	6,8
	5	71,1	52,0	58,0	44,9	37,3	55,2	28,2	5,8	5,1	4,9	6,7	6,8	61,5	47,2	56,8	44,3	38,6	50,4	28,2	5,3	5,3	4,6	6,7	6,2
	Media	68	51	58	43	37	52	27	5	5	5	7	7	64	50	58	44	39	50	28	5	8	4	7	7
Fósforo Total (µg/l)	1	347,1	345,1	247,7	487,7	403,6	212,5	201,8	148,3	102,4	201,8	194,1	201,8	262,9	270,6	285,9	663,5	373,0	226,1	186,5	125,3	102,4	163,6	155,9	186,5
	3	262,0	324,1	324,1	594,7	449,4	233,8	217,1	186,5	102,4	140,6	155,9	217,1	339,4	370,0	262,9	551,8	388,3	245,8	186,5	148,3	140,6	155,9	178,8	224,7
	5	217,1	308,8	278,2	536,5	342,4	230,1	232,4	165,5	102,4	186,5	171,2	240,0	278,2	484,7	308,8	602,4	388,3	265,4	316,5	163,6	102,4	125,3	186,5	232,4
	Media	262,0	345,1	288,9	546,4	406,6	236,5	214,0	165,5	100,9	171,2	171,2	217,1	293,5	344,0	285,9	598,1	394,4	249,1	224,7	169,7	116,1	146,7	167,4	209,4
Fósforo reactivo particulado (µg/l)	1	81,9	63,9	67,9	88,0	170,9	12,0	6,0	24,0	69,9	6,0	4,0	22,0	57,9	61,9	71,9	56,9	235,6	10,0	10,0	22,0	61,9	10,0	6,0	14,0
	3	67,9	49,9	87,9	28,8	172,8	8,5	8,0	18,0	61,9	20,0	6,0	22,0	75,9	47,9	71,9	57,4	162,9	24,0	12,0	8,0	71,9	8,0	4,0	18,0
	5	71,9	49,9	43,9	65,6	119,8	10,1	6,0	16,0	61,9	6,0	4,0	26,0	85,9	75,9	75,9	42,6	164,8	28,0	16,0	28,0	83,9	12,0	8,0	16,0
	Media	72,3	55,5	73,1	66,1	160,2	10,1	6,0	21,2	63,5	12,4	5,2	21,6	77,9	61,9	74,3	48,9	195,3	17,6	10,0	17,2	68,7	9,2	6,8	17,2
Fósforo reactivo soluble (µg/l)	1	13,4	13,4	17,3	121,4	17,3	29,3	17,3	15,3	7,4	19,3	21,3	27,3	23,3	31,3	9,4	114,3	17,3	37,3	21,3	9,4	13,4	11,4	15,3	31,3
	3	13,4	27,3	9,4	150,0	21,3	38,8	21,3	23,3	11,4	9,4	17,3	25,3	15,3	21,3	13,4	121,4	25,3	35,3	19,3	27,3	7,4	11,4	17,3	29,3
	5	17,3	23,3	49,3	128,6	21,3	51,3	25,3	17,3	7,4	13,4	13,4	25,3	15,3	13,4	13,4	128,6	29,3	43,3	23,3	11,4	9,4	7,4	13,4	27,3
	Media	15,0	18,1	11,9	138,6	22,1	38,8	19,7	17,3	9,0	14,2	18,1	28,5	16,9	20,5	11,8	131,4	25,3	38,9	20,5	17,3	11,4	10,2	18,1	28,1
Nitratos+Nitritos (µg N/l)	1	147,0	282,9	134,3	446,0	99,9	133,4	187,8	147,0	215,0	133,4	113,7	221,8	119,9	323,7	65,5	364,5	125,2	208,2	248,9	167,4	167,4	201,0	175,6	181,0
	3	147,0	258,0	67,8	262,5	134,3	161,0	174,2	119,9	187,8	140,2	111,4	181,0	119,9	276,1	54,1	378,0	109,1	174,2	324,0	119,9	153,8	289,7	120,6	194,6
	5	149,7	153,8	54,1	500,3	95,3	147,0	412,0	113,1	167,4	140,2	111,4	201,4	126,6	296,5	49,5	337,3	116,0	160,6	221,8	126,6	167,4	242,2	90,8	167,4
	Media	146,2	258,0	68,4	334,6	121,5	182,4	247,6	130,7	181,0	133,4	106,8	189,2	123,2	301,6	61,4	312,8	112,8	176,9	287,5	132,1	179,6	217,0	139,8	190,5
Amonio (µg N/l)	1	132,4	335,0	435,1	589,9	289,5	344,1	751,1	307,7	132,4	188,0	256,1	608,1	39,6	533,0	271,3	588,0	380,5	294,9	194,3	307,7	70,5	160,0	231,4	771,9
	3	101,5	981,3	325,9	562,6	335,0	335,0	70,5	307,7	157,2	194,3	256,1	790,1	39,6	526,2	362,3	562,6	325,9	316,8	318,0	353,2	144,8	132,4	305,6	790,1
	5	132,4	562,6	435,0	608,1	398,7	244,0	751,0	307,7	194,3	318,0	256,1	717,3	70,5	690,0	143,8	626,3	435,1	371,4	627,4	307,7	157,2	243,8	132,4	808,3
	Media	132,4	501,1	344,1	580,8	355,0	320,4	524,2	307,7	196,7	188,1	251,2	695,5	91,2	532,8	275,8	587,6	376,9	331,0	483,0	316,8	250,0	160,2	231,4	786,5
Silice reactiva (mg/l)	1	18,5	5,4	4,9	8,2	0,3	0,8	1,7	3,4	2,8	8,0	3,2	48,1	5,4	38,1	16,5	7,2	0,3	4,4	2,4	4,0	2,2	6,8	4,4	54,2
	3	11,9	13,0	14,0	6,8	0,2	2,0	1,2	11,0	2,2	6,4	2,6	56,2	6,4	25,0	7,0	6,8	0,3	1,2	3,8	3,6	3,2	6,8	4,4	50,2
	5	11,9	5,4	4,9	8,4	0,3	1,9	2,4	4,4	3,2	7,4	4,8	56,2	4,4	16,5	9,0	6,8	0,3	1,8	1,8	5,6	2,4	5,6	4,8	58,2
	Media	14,4	7,2	7,0	8,4	0,4	1,4	1																	

Tabla 2: Variables físicas y químicas del agua

b) Valores de cada variable sitios AL

pg. 3 de 4

Las variables medidas en los perfiles se listan primero, detallándose los valores del primer, tercer y quinto nivel y el promedio de valores en el perfil

Variable	Z	ALe												ALr											
		Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
Conductividad (µS/cm)	1	4.160	3.460	2.920	2.170	2.030	2.160	2.310	2.510	1.470	1.220	1.450	1.260												
	3	4.160	3.460	2.920	2.190	2.100	2.120	2.310	2.510	1.500	1.320	1.450	1.260												
	5	4.160	3.470	2.960	2.420	2.200	2.190	2.270	2.510	1.700	1.540	1.470	1.270												
	Media	4.160	3.464	2.930	2.264	2.110	2.156	2.298	2.510	1.536	1.374	1.456	1.262	4.120	2.830	2.760	1.970	1.740	2.055	2.370	2.550	1.680	1.540	1.430	1.260
Turbidez (UNT)	1	82	104	115	26	31	41	23	29	13	21	20	17												
	3	80	103	108	39	20	34	25	27	22	17	16	15												
	5	92	104	106	56	25	75	32	25	35	15	15	12												
	Media	85,4	106,8	109,8	39	23,8	45,2	25	27	22	18,4	17,2	14,2	80,0	95,0	99,0	24,0	45,0	16,0	14,0	24,0	47,0	32,0	22,0	10,0
Sólidos suspendidos particulados (mg/l)	1	44,0	91,4	101,3	13,0	20,5	13,5	16,4	19,5	5,0	11,2	8,0	5,7												
	3	43,0	91,4	77,3	13,3	14,0	17,4	15,2	18,5	7,3	7,8	8,8	7,3												
	5	40,8	72,9	88,0	18,0	18,6	18,7	17,6	16,5	8,2	9,8	9,0	7,3												
	Media	40,75	74	86,38	14,82	16,52	16,38	16,24	19,04	6,9	9,12	8,36	6,72	34,9	70,0	72,0	15,5	22,8	6,0	13,6	17,5	7,3	11,3	10,2	6,0
Materia orgánica en suspensión (mg/l)	1	39,2	81,4	78,7	10,5	12,0	7,9	15,2	19,5	5,0	10,0	8,0	5,5												
	3	32,3	68,6	65,3	9,8	7,7	9,6	15,2	18,5	7,3	7,3	7,7	6,3												
	5	36,0	58,6	66,7	13,3	9,4	9,5	15,6	16,5	8,2	8,5	8,5	5,5												
	Media	35,8	63,54	68,54	10,92	9,04	8,9	15,52	19,04	6,86	8,3	7,9	5,7	32,9	65,7	53,3	9,8	16,0	4,2	13,6	17,5	7,3	10,0	8,0	5,3
Materia inorgánica en suspensión (mg/l)	1	4,8	10,0	22,6	2,5	8,5	5,6	1,2	0,0	0,0	1,2	0,0	0,2												
	3	10,7	22,8	12,0	3,5	6,3	7,8	0,0	0,0	0,0	0,5	1,1	1,0												
	5	4,8	14,3	21,3	4,7	9,2	9,2	2,0	0,0	0,0	1,3	0,5	1,8												
	Media	4,9	10,5	17,8	3,9	7,5	7,5	0,7	0,0	0,0	0,8	0,5	1,0	2,0	4,3	18,7	5,7	6,8	1,8	0,0	0,0	0,0	1,3	2,2	0,7
Polifenoles solubles (mg/l)	1	2,1	5,9	10,3	6,2	4,5	4,3	4,1	3,9	3,2	3,3	4,6	4,3												
	3	2,2	6,8	9,4	6,2	4,5	4,0	4,2	3,6	2,9	2,9	4,1	3,7												
	5	2,7	6,9	9,9	5,6	3,5	3,7	4,0	3,5	3,2	3,2	4,5	4,0												
	Media	2,2	6,8	9,7	6,2	4,3	4,0	4,3	3,9	3,1	3,2	4,4	4,2	2,4	16,5	18,8	9,9	6,1	4,5	4,2	3,5	3,2	2,7	4,5	3,5
Temperatura agua (°C)	1	10,4	13,4	12	23	22	22,5	26,3	24	18,1	18	15,8	10,6												
	3	10,2	13,3	11,9	21,2	21,3	21,25	25,2	23,1	18	17,2	15,6	10,5												
	5	10,3	13,3	11,7	18,8	20,1	19,45	23,5	23	17,7	17,4	15,4	10,4												
	Media	10,3	13,34	11,88	21,38	21,14	21,26	25,16	23,38	17,92	17,5	15,62	10,5	11,2	14,6	12,2	23,1	23,6	23,4	30,6	25,1	18,8	18,6	16,4	10,5
pH	1	10,0	9,9	9,9	9,4	10,0	10,2	10,3	10,5	10,0	9,7	9,7	8,5												
	3	10,0	9,9	9,9	9,5	9,9	10,3	10,3	10,4	9,9	9,6	9,7	8,5												
	5	9,9	9,9	9,8	9,1	9,9	10,2	10,0	10,2	9,9	9,5	9,5	8,3												
	Media	10,0	9,9	9,9	9,4	9,9	10,2	10,2	10,4	9,9	9,6	9,7	8,5	10,0	9,8	9,9	9,4	10,2	10,5	10,7	10,6	10,1	9,9	9,5	8,5
Oxígeno disuelto (mg/l)	1	10,6	8,6	8,6	9,7	7,8	7,9	7,7	6,8	8,2	9,3	10,3	8,1												
	3	10,8	8,1	7,8	8,2	7,7	7,0	7,7	6,3	8,3	8,8	10,3	8,3												
	5	10,6	8,1	7,9	0,5	7,7	3,5	3,0	6,1	8,0	7,2	9,7	7,5												
	Media	10,6	8,3	7,9	6,9	7,8	6,8	6,7	6,4	8,2	8,3	10,2	8,0	11,3	7,6	8,4	9,2	12,4	11,8	11,2	9,5	9,1	12,3	11,0	8,0
Sólidos totales di- sueitos (mg/l)	1	2.023	1.500	1.327	1.475	1.091	1.041	1.025	1.324	768	773	986	782												
	3	2.234	1.711	1.413	1.584	1.070	1.159	1.093	1.337	901	830	909	917												
	5	2.120	1.915	1.653	1.740	1.211	1.093	1.175	1.323	833	937	937	825												
	Media	2.127	1.720	1.497	1.602	1.125	1.085	1.089	1.307	874	886	944	854	2.159	1.534	1.205	1.117	870	863	1.090	1.310	873	927	869	854
Dureza (mg Ca CO ₃ /l)	1	500	200	280	40	140	116	160	210	120	84	150	220												
	3	300	310	270	44	116	136	120	140	90	140	100	200												
	5	250	380	200	40	216	104	120	170	150	140	80	170												
	Media	344,0	286,0	252,0	40,0	145,6	115,2	126,0	216,0	130,0	115,2	112,0	198,0	330,0	170,0	190,0	40,0	100,0	56,0	130,0	200,0	120,0	128,0	150,0	220,0
Reserva alcalina (mg CO ₃ /l)	1	668	564	508	412	440	444	476	524	332	288	384	300												
	3	716	672	520	428	380	452	488	600	364	324	328	288												
	5	744	680	540	480	460	464	496	556	360	320	324	308												
	Media	711	648	521	434	433	454	486	566	354	314	336	300	680	532	460	360	340	420	500	560	360	344	340	304
Sodio (mg/l)	1	503,0	152,5	123,5	421,1	270,0	165,0	155,0	250,0	190,0	145,0	220,0	95,0												
	3	577,0	249,5	260,0	439,8	280,0	265,0	220,0	230,0	225,0	155,0	235,0	220,0												
	5	485,0	450,0	435,0	425,0	295,0	260,0	220,0	100,0	150,0	255,0	220,0	135,0												
	Media	532,4	301,8	287,7	426	279,0	230,0	193,0	190,0	211,0	212,0	235,0	159,0	530,0	273,5	265,0	230,0	195,0	105,0	225,0	265,0	215,0	225,0	125,0	155,0
Potasio (mg/l)	1	38,0	10,0	7,0	27,5	23,0	8,0	10,8	15,6	11,5	10,0	16,0	8,0												
	3	44,0	18,0	19,4	29,5	27,0	22,0	16,0	16,0	14,5	10,0	18,0	24,5												
	5	45,0	32,3	26,5	26,3	26,0	14,5	8,8	6,0	9,5	7,8	16,0	13,0												
	Media	43,6	21,1	20,4	27,8	25,0	15,1	12,2	12,4	14,3	12,9	17,9	16,5	35,0	21,9	21,1	23,6	11,7	5,0	14,8	19,5	14,5	14,0	9,0	11,0
Calcio (mg/l)	1	20,0	16,0	8,0	12,8	12,0	28,0	16,0	32,0	20,0	16,0	16,0	32,0												
	3	16,0	16,0	16,0	20,8	12,0	24,0	20,0	24,0	24,0	12,8	12,0	56,0												
	5	20,0	20,0	16,0	19,2	12,0	28,0	16,0	32,0	12,0	16,0	16,0	40,0												
	Media	18	18	15	18	13	26	16	30	21	15	14,4	43,2	20,0	20,0	24,0	6,4	8,0	24,0	20,0	20,0	12,0	16,0	16,0	40,0

Tabla 2 b: (continuación)

Variable	Z	ALe												ALr											
		Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
Magnesio (mg/l)	1	108,0	38,4	62,4	44,4	26,4	11,2	29,2	31,6	17,0	10,7	26,7	34,0												
	3	74,4	64,8	55,2	37,9	20,6	18,5	17,0	19,4	7,3	26,2	17,0	14,6												
	5	48,0	79,2	38,4	41,5	44,6	8,3	19,4	21,9	29,2	24,3	9,7	17,0												
	Media	74,4	58,1	51,4	39,3	27,3	12,4	20,9	34,5	19,0	19,1	18,5	21,9	67,2	28,8	31,2	37,9	19,2	19,3	19,4	36,5	21,9	21,4	26,7	29,2
Cloruro (mg/l)	1	810,0	817,7	700,9	584,1	428,3	506,2	506,2	700,9	272,6	350,5	389,4	311,5												
	3	942,3	817,7	623,0	662,0	428,3	506,2	506,2	700,9	350,5	350,5	350,5	311,5												
	5	903,4	778,8	662,0	739,9	467,3	428,3	545,2	817,7	350,5	350,5	389,4	311,5												
	Media	877	794	678	678	444	475	522	709	335	358	374	312	950	740	467	467	389	428	545	662	350	389	389	312
Bicarbonato (mg/l)	1	312,3	273,9	243,4	282,4	166,5	113,5	108,0	79,9	163,5	186,1	242,2	289,8												
	3	320,3	317,2	261,7	292,2	172,0	114,1	106,8	109,2	188,5	221,4	214,7	278,8												
	5	367,8	339,8	306,2	411,1	211,7	143,4	191,5	144,0	200,7	241,6	237,9	299,5												
	Media	333,5	312,0	266,9	314,9	183,7	122,5	128,8	111,3	184,8	217,3	222,7	291,2	314,2	283,0	235,5	280,0	108,6	69,5	42,1	73,8	156,2	176,3	248,3	297,1
Carbonato (mg/l)	1	172,2	139,8	128,4	64,2	131,4	157,8	173,4	208,2	79,8	48,6	69,0	4,5												
	3	192,6	172,8	125,4	65,4	99,0	160,8	180,0	232,2	85,8	49,2	55,2	3,8												
	5	184,2	165,0	115,8	34,8	118,8	154,2	145,8	196,8	76,8	36,6	41,4	2,6												
	Media	184,1	163,4	124,0	58,1	119,5	153,0	169,2	214,9	82,1	46,4	54,6	3,7	177,0	120,6	108,6	38,4	109,2	163,2	197,4	226,2	97,8	79,8	45,0	3,9
Sulfato (mg/l)	1	59,9	51,2	53,2	38,6	32,9	51,0	26,6	5,6	13,8	6,0	6,7	7,2												
	3	67,1	55,2	52,0	36,7	31,0	48,8	26,6	5,3	5,6	5,3	7,0	7,7												
	5	66,3	49,6	53,6	41,8	35,4	56,8	28,2	5,1	4,8	4,9	6,7	6,7												
	Media	65	51	54	40	34	51	27	5	7	5	7	7	65	46	52	33	29	49	27	7	5	5	10	7
Fósforo Total (µg/l)	1	247,7	247,7	308,8	559,5	480,0	264,7	301,2	155,9	102,4	255,3	201,8	201,8												
	3	324,1	492,3	316,5	602,4	434,1	259,1	262,9	178,8	117,7	178,8	255,3	217,1												
	5	247,7	354,7	270,6	528,9	457,1	275,0	226,6	171,2	110,0	178,8	186,5	209,4												
	Media	266,0	376,1	284,4	568,4	457,1	261,6	226,6	169,3	110,0	200,3	215,5	211,0	400,6	324,1	247,7	452,4	495,3	183,9	209,4	155,9	140,6	178,8	186,5	201,8
Fósforo reactivo particulado (µg/l)	1	63,9	57,9	61,9	57,9	192,2	20,0	12,0	14,0	79,9	6,0	8,0	24,0												
	3	73,9	47,9	79,9	58,4	156,9	24,0	12,0	28,0	71,9	14,0	6,0	28,0												
	5	61,9	57,9	79,9	68,1	180,4	32,0	10,0	28,0	67,9	10,0	6,0	30,0												
	Media	67,9	57,5	71,1	57,4	156,1	23,6	12,0	21,2	71,5	14,0	7,2	27,2	65,9	47,9	66,2	49,8	200,3	10,0	9,3	8,0	65,9	22,0	6,0	26,0
Fósforo reactivo soluble (µg/l)	1	17,3	15,3	9,4	128,6	31,3	35,3	37,3	19,3	11,4	43,3	13,4	25,3												
	3	13,4	29,3	9,4	135,7	31,3	33,3	17,3	19,3	13,4	31,3	21,3	27,3												
	5	19,3	21,3	13,4	164,3	31,3	41,3	19,3	19,3	7,4	19,3	19,3	31,3												
	Media	16,5	20,5	11,4	142,9	30,9	39,3	21,3	18,5	12,6	26,8	17,3	27,7	17,4	19,3	13,1	121,4	17,3	33,3	21,3	23,3	7,4	7,4	17,3	27,3
Nitratos+Nitritos (µg N/l)	1	170,0	412,0	51,8	215,0	122,9	174,2	201,4	113,1	140,2	215,0	125,2	208,2												
	3	147,0	147,0	60,9	337,0	104,5	187,8	174,2	113,1	221,8	330,5	122,9	153,8												
	5	147,0	262,5	65,5	235,4	125,2	228,6	242,2	126,6	140,2	248,9	125,2	167,4												
	Media	169,7	261,2	61,9	339,0	117,4	193,2	209,5	123,9	186,4	284,3	121,5	174,2	133,4	273,6	58,7	418,8	138,9	215,0	187,8	126,6	140,2	194,6	134,3	194,6
Amonio (µg N/l)	1	348,9	162,0	289,5	571,7	398,7	398,7	70,5	307,7	256,1	219,0	256,1	826,5												
	3	318,0	690,0	143,8	571,7	472,0	335,0	194,0	307,7	157,2	256,1	256,1	808,3												
	5	225,2	439,7	325,9	589,9	635,4	298,6	936,7	307,7	318,0	318,0	132,4	735,5												
	Media	293,3	511,4	278,6	568,0	471,5	311,3	565,4	316,8	273,5	268,5	243,8	804,7	70,5	439,7	325,9	517,1	435,1	314,4	689,2	307,7	247,2	157,2	379,9	571,7
Silíce reactiva (mg/l)	1	8,9	21,5	6,5	8,4	0,4	1,8	2,6	7,8	3,0	4,6	3,6	52,2												
	3	11,9	18,5	8,6	3,6	0,3	1,8	1,9	4,4	2,4	7,6	3,2	56,2												
	5	35,6	11,9	3,6	9,6	0,3	2,0	3,0	6,2	2,8	6,0	2,8	48,1												
	Media	16,2	15,3	7,1	7,3	0,3	1,8	2,9	6,6	2,6	6,0	3,0	55,0	15,0	14,0	7,4	9,2	0,7	1,8	2,8	5,4	3,4	5,2	2,4	56,2
Clorofila fitoplanctónica (µg/l)	1	80,2	62,0	80,2	1,3	53,5	40,1	14,3	18,1	16,7	7,4	43,4	3,3												
	3	26,7	82,3	20,3	10,7	45,7	73,5	14,6	17,7	13,4	13,4	23,4	6,5												
	5	31,1	33,5	47,0	0,7	100,7	66,8	13,0	16,5	23,4	26,7	40,1	13,2												
	Media	42	62	47	3	53	49	13	15	22	18	25	7	37	51	22	5	72	15	22	29	23	3	13	12
Densidad fitoplanctónica (ind/ml)	1	19.873	13.295	9.594	3.546	3.892	3.108	2.555	1.654	5.277	6.230	6.460	1.992												
	3	22.154	14.955	5.448	2.203	5.848	2.056	2.409	1.575	2.779	5.145	5.401	2.913												
	5	4.660	14.073	7.470	960	3.982	5.756	2.849	2.513	5.162	2.886	3.312	1.566												
	Media	18.372	14.447	11.361	2.759	4.442	5.217	2.555	1.847	5.765	5.083	5.006	2.372	30.289	16.777	11.179	10.321	10.290	9.868	2.933	4.869	8.637	1.824	9.000	1.494
Altura hidrométrica (cm)		160	200	218	250	234	239	217,5	193,5	250	247,2	255	236	58	93	132	103	134	120	95	90	170	174,2	160	140
Transparencia (cm)		40	25	25	50	50	48	73	65	95	64,2	66	72	38	28	22	35	40	58,5	65	43,5	93	64	61	70
Fósforo total particulado (µg/l)		75,7	229,4	93,3	182,4	241,5	62,9	55,5	63,7	83,1	38,2	78,0	68,8	225,6	99,4	76,5	171,2	278,2	43,3	68,8	76,9	123,3	30,6	71,1	45,9
Fósforo total disuelto (µg/l)		190,3	146,7	191,1	386,0	215,5	198,7	171,1	105,6	26,9	162,0	137,6	142,1	175,0	224,7	171,2	281,2	217,1	140,6	140,6	79,0	17,3	148,3	186,5	155,9
Cobertura macróf. sumerg.(%)		1	5	1	2	21	52	48	58	3	5	3	11	0	0	0	13	62	68	92	100	8	2	28	35
Coefficiente E (m ⁻¹)		2,6	3,6	3,4	1,8	2,6	2,6	1,7	1,8	1,6	1,8	1,9	1,6	2,6	3,3	3,3	2,3	3,1	1,8	1,7	2,3	1,7	1,6	1,8	1,7

Tabla 3: Correlación entre condiciones hidrometeorológicas y variables físico-químicas del agua

Coefficientes de correlación por rangos de Spearman (ξ)

Los datos utilizados corresponden a todos los sitios y fechas de muestreo. En el caso de los sitios JP, JC y ALe se tomaron los valores promedio en el perfil.

		N° casos	r _s	t(N-2)	p			N° casos	r _s	t(N-2)	p
Altura hidrométrica	Transparencia	48	0,55	4,4	0,00	pH	Temperatura	48	0,41	3,0	0,00
	Conductividad	48	-0,50	-3,9	0,00		Oxígeno disuelto	Nivel hidrométrico	48	-0,15	-1,0
	Turbidez	48	-0,45	-3,5	0,00	Transparencia		48	0,03	0,2	0,86
	Sólidos suspendidos	48	-0,41	-3,0	0,00	Temperatura		48	-0,14	-0,9	0,35
	Materia org. susp.	48	-0,43	-3,3	0,00	Conductividad		48	-0,17	-1,1	0,26
	Reserva Alcalina	48	-0,46	-3,5	0,00	pH		48	0,09	0,6	0,54
	Sólidos tot. disueltos	48	-0,31	-2,2	0,03	Turbidez		48	-0,21	-1,4	0,16
	Sodio	48	-0,08	-0,5	0,60	Sólidos suspendidos		48	-0,28	-1,9	0,06
	Potasio	48	-0,02	-0,1	0,92	Materia org.susp.		48	-0,23	-1,6	0,12
	Calcio	48	-0,03	-0,2	0,86	Materia inorg.susp.		48	-0,11	-0,8	0,46
	Magnesio	48	-0,35	-2,5	0,01	Polifenoles solubles		48	-0,17	-1,2	0,24
	Cloruro	48	-0,42	-3,1	0,00	Reserva Alcalina		48	-0,20	-1,4	0,18
	Bicarbonato	48	-0,09	-0,6	0,56	Dureza total		48	-0,14	-1,0	0,33
	Carbonato	48	-0,43	-3,2	0,00	Sólidos tot. disueltos	48	-0,20	-1,4	0,17	
Conductividad	Sulfato	48	-0,34	-2,4	0,02	Sólidos totales disueltos	Nivel hidrométrico	48	-0,31	-2,2	0,03
	Altura hidrométrica	48	-0,50	-3,9	0,00		Transparencia	48	-0,70	-6,6	0,00
	Transparencia	48	-0,74	-7,5	0,00		Conductividad	48	0,92	15,8	0,00
	Turbidez	48	0,80	8,9	0,00		Turbidez	48	0,74	7,6	0,00
	Sólidos suspendidos	48	0,86	11,5	0,00		Sólidos suspendidos	48	0,81	9,5	0,00
	Materia org. susp.	48	0,88	12,4	0,00		Reserva Alcalina	48	0,89	13,0	0,00
	Reserva Alcalina	48	0,97	27,8	0,00	Dureza total	48	0,39	2,8	0,01	
	Dureza total	48	0,46	3,5	0,00	Dureza total	Nivel hidrométrico	48	-0,24	-1,7	0,10
	Sólidos tot. disueltos	48	0,92	15,8	0,00		Transparencia	48	-0,32	-2,3	0,03
	Sodio	48	0,72	7,0	0,00		Conductividad	48	0,46	3,5	0,00
	Potasio	48	0,59	4,9	0,00		Turbidez	48	0,34	2,5	0,02
	Calcio	48	-0,03	-0,2	0,84		Sólidos suspendidos	48	0,48	3,7	0,00
	Magnesio	48	0,64	5,7	0,00		Reserva Alcalina	48	0,48	3,7	0,00
	Cloruro	48	0,94	19,2	0,00	Sólidos tot. disueltos	48	0,39	2,8	0,01	
Bicarbonato	48	0,31	2,2	0,03	Reserva alcalina	Nivel hidrométrico	48	-0,46	-3,5	0,00	
Carbonato	48	0,79	8,6	0,00		Transparencia	48	-0,67	-6,0	0,00	
Sulfato	48	0,69	6,6	0,00		Turbidez	48	0,73	7,3	0,00	
Transparencia	Altura hidrométrica	48	0,55	4,4		0,00	Sólidos suspendidos	48	0,80	9,2	0,00
	Conductividad	48	-0,74	-7,5		0,00	Dureza total	48	0,48	3,7	0,00
	Materia inorg.susp.	48	-0,68	-6,4		0,00	Sólidos tot. disueltos	48	0,89	13,0	0,00
	Polifenoles solubles	48	-0,43	-3,2	0,00	Sodio	Nivel hidrométrico	48	-0,08	-0,5	0,60
	Reserva Alcalina	48	-0,67	-6,0	0,00		Conductividad	48	0,72	7,0	0,00
	Dureza total	48	-0,32	-2,3	0,03	Potasio	Nivel hidrométrico	48	-0,02	-0,1	0,92
Sólidos tot. disueltos	48	-0,70	-6,6	0,00	Conductividad		48	0,59	4,9	0,00	
Turbidez	Nivel hidrométrico	48	-0,45	-3,5	0,00	Calcio	Nivel hidrométrico	48	-0,03	-0,2	0,86
	Conductividad	48	0,80	8,9	0,00		Transparencia	48	0,17	1,2	0,24
	Reserva Alcalina	48	0,73	7,3	0,00		Temperatura	48	-0,16	-1,1	0,26
	Dureza total	48	0,34	2,5	0,02		Conductividad	48	-0,03	-0,2	0,84
	Sólidos tot. disueltos	48	0,74	7,6	0,00		pH	48	-0,01	-0,1	0,95
Sólidos suspendidos	Nivel hidrométrico	48	-0,41	-3,0	0,00		Turbidez	48	-0,13	-0,9	0,36
	Conductividad	48	0,86	11,5	0,00		Oxígeno disuelto	48	-0,24	-1,7	0,10
	Reserva Alcalina	48	0,80	9,2	0,00		Sólidos suspendidos	48	-0,11	-0,7	0,47
	Dureza total	48	0,48	3,7	0,00		Materia org.susp.	48	-0,13	-0,9	0,38
	Sólidos tot. disueltos	48	0,81	9,5	0,00		Materia inorg.susp.	48	-0,22	-1,5	0,14
Mat.org. susp	Nivel hidrométrico	48	-0,43	-3,3	0,00		Polifenoles solubles	48	0,03	0,2	0,81
	Conductividad	48	0,88	12,4	0,00		Reserva Alcalina	48	-0,02	-0,1	0,90
Mat.inorg. susp	Transparencia	48	-0,68	-6,4	0,00	Magnesio	Nivel hidrométrico	48	-0,35	-2,5	0,01
Polifenoles sol.	Transparencia	48	-0,43	-3,2	0,00		Conductividad	48	0,64	5,7	0,00
Temperatura	pH	48	0,41	3,0	0,00						

Los test señalados en rojo son significativos $p < 0,05$

Tabla 3: (continuación)

		N° casos	R Spearman	t(N-2)	p
Cloruro	Nivel hidrométrico	48	-0,42	-3,1	0,00
	Conductividad	48	0,94	19,2	0,00
Bicarbonato	Nivel hidrométrico	48	-0,09	-0,6	0,56
	Conductividad	48	0,31	2,2	0,03
Carbonato	Nivel hidrométrico	48	-0,43	-3,2	0,00
	Conductividad	48	0,79	8,6	0,00
Sulfato	Nivel hidrométrico	48	-0,34	-2,4	0,02
	Conductividad	48	0,69	6,6	0,00
Fósforo total	Transparencia	48	-0,68	-6,4	0,00
	Turbidez	48	0,50	3,9	0,00
	Sólidos suspendidos	48	0,55	4,5	0,00
	Materia org.susp.	48	0,45	3,4	0,00
	Materia inorg.susp.	48	0,74	7,4	0,00
	Polifenoles solubles	48	0,53	4,2	0,00
Fósforo total particulado	Transparencia	48	-0,50	-3,9	0,00
	Turbidez	48	0,42	3,2	0,00
	Sólidos suspendidos	48	0,43	3,2	0,00
	Materia org.susp.	48	0,37	2,7	0,01
	Materia inorg.susp.	48	0,44	3,4	0,00
	Polifenoles solubles	48	0,28	2,0	0,05
Fósforo total disuelto	Transparencia	48	-0,63	-5,5	0,00
	Turbidez	48	0,48	3,7	0,00
	Sólidos suspendidos	48	0,50	3,9	0,00
	Materia org.susp.	48	0,40	3,0	0,00
	Materia inorg.susp.	48	0,71	6,8	0,00
	Polifenoles solubles	48	0,54	4,3	0,00
Fósforo reactivo particulado	Transparencia	48	-0,46	-3,5	0,00
	Turbidez	48	0,52	4,1	0,00
	Sólidos suspendidos	48	0,44	3,4	0,00
	Materia org.susp.	48	0,37	2,7	0,01
	Materia inorg.susp.	48	0,54	4,3	0,00
Fósforo reactivo disuelto	Sólidos suspendidos	48	-0,15	-1,0	0,31
	Materia org.susp.	48	-0,26	-1,8	0,08
	Materia inorg.susp.	48	0,11	0,8	0,46
	Polifenoles solubles	48	0,32	2,3	0,03
	Nitratos+Nitritos	48	0,46	3,5	0,00
	Amonio	48	0,67	6,2	0,00
Nitratos+Nitritos	Fósforo react.sol.	48	0,46	3,5	0,00
	Amonio	48	0,44	3,3	0,00

		N° casos	R Spearman	t(N-2)	p
Amonio	Polifenoles solubles	48	0,54	4,4	0,00
	Fósforo react.sol.	48	0,67	6,2	0,00
	Nitratos+Nitritos	48	0,44	3,3	0,00
Silíce reactiva	Temperatura	48	-0,62	-5,3	0,00
	pH	48	-0,56	-4,6	0,00

Los test señalados en rojo son significativos $p < 0,05$

Tabla 4: Resultados de Análisis de Similitudes (ANOSIM)

pg. 1 de 7

Coeficientes r en rojo: fuertemente significativo:

ANOSIM 1					
Diferencias entre sitios: concentraciones de los 8 iones principale					
Valores promedio de los perfiles de JP, JC y ALe, valores superficiales de ALr					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna					
Análisis de una vía. Factor: sitio					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					-0,058
Nivel de significación del estadístico de muestra					100%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					999
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nºpermutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
JP-JC	-0,07	97,9	1352078	999	978
JP-ALe	-0,088	99,8	1352078	999	997
JP-ALr	-0,036	79,5	1352078	999	794
JC-ALe	-0,055	92	1352078	999	919
JC-ALr	-0,026	73,1	1352078	999	730
ALe-ALr	-0,07	98	1352078	999	979
ANOSIM 2					
Diferencias entre sitios: concentraciones de nutriente:					
Valores promedio de los perfiles de JP, JC y ALe, valores superficiales de ALr					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna					
Análisis de una vía. Factor: sitio					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					-0,077
Nivel de significación del estadístico de muestra					100%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					999
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nºpermutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
JP-JC	-0,07	97,4	1352078	999	973
JP-ALe	-0,085	99,9	1352078	999	998
JP-ALr	-0,078	99,4	1352078	999	993
JC-ALe	-0,072	98,4	1352078	999	983
JC-ALr	-0,073	97,9	1352078	999	978
ALe-ALr	-0,082	99,3	1352078	999	992
ANOSIM 3					
Diferencias entre fases: concentraciones de fósforo total y fósforo reactivo soluble					
Valores promedio de los perfiles de JP, JC y ALe, valores superficiales de ALr; se excluyeron las muestras de octubre y noviembre de todos los sitios					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna					
Análisis de una vía. Factor: fase					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,52
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0

Tabla 4: (continuación)

ANOSIM 4					
Diferencias entre sitios: densidad de especies fitoplanctónica:					
Valores promedio de los perfiles de JP, JC y ALe, valores superficiales de ALr					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Índice de Bray-Curtis					
Sin estandarización					
Transformación: raíz cuadrada					
Análisis de una vía. Factor: sitio					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,003
Nivel de significación del estadístico de muestra					42%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					419
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nºpermutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
JP-JC	-0,074	96,9	1352078	999	968
JP-ALe	-0,021	58,5	5200300	999	584
JP-ALr	-0,016	54,7	1352078	999	546
JC-ALe	-0,048	80,5	5200300	999	804
JC-ALr	0,049	18,2	1352078	999	181
ALe-ALr	0,099	5,9	2496144	999	58
ANOSIM 5					
Diferencias entre fases: densidad de especies fitoplanctónicas					
Valores promedio de los perfiles de JP, JC y ALe, valores superficiales de ALr; <i>se excluyeron las muestras de octubre y noviembre de todos los sitios</i>					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Índice de Bray-Curtis					
Sin estandarización					
Transformación: raíz cuadrada					
Análisis de una vía. Factor: fase					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,666
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0
ANOSIM 6					
Diferencias entre período 1, 2 y 3: densidad de especies fitoplanctónicas					
Valores promedio de los perfiles de JP, JC y ALe, valores superficiales de ALr; <i>se excluyeron las muestras de octubre y noviembre de todos los sitios</i>					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Índice de Bray-Curtis					
Sin estandarización					
Transformación: raíz cuadrada					
Análisis de una vía. Factor: período					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,851
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nºpermutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
1 - 2	0,898	0,1	1352078	999	0
1 - 3	0,943	0,1	1352078	999	0
2 - 3	0,674	0,1	1352078	999	0

Tabla 4: (continuación)

ANOSIM 7					
Diferencias en profundidad					
a) Variables relacionadas con la penetración de la luz en la columna de agua					
Valores de los 5 niveles de profundidad del perfil en JP, JC y ALe.					
Variables utilizadas turbidez, sólidos suspendidos, materia orgánica e inorgánica en suspensión					
polifenoles solubles y clorofila a activa fitoplanctónica					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna					
Análisis de una vía. Factor: profundidad					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					-0,014
Nivel de significación del estadístico de muestra					97%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					969
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nº permutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
Prof 1- Prof 2	-0,018	90,3	muchas	999	902
Prof 1- Prof 3	-0,021	94,7	muchas	999	946
Prof 1- Prof 4	-0,02	94,2	muchas	999	941
Prof 1- Prof 5	0,002	35,3	muchas	999	352
Prof 2- Prof 3	-0,027	99,8	muchas	999	997
Prof 2- Prof 4	-0,018	89,6	muchas	999	895
Prof 2- Prof 5	0,002	35,4	muchas	999	353
Prof 3- Prof 4	-0,019	88,3	muchas	999	882
Prof 3- Prof 5	-0,002	42,1	muchas	999	420
Prof 4- Prof 5	-0,016	84,9	muchas	999	848
ANOSIM 8					
Diferencias en profundidad					
b) Variables relacionadas con la salinidad					
Valores de los 5 niveles de profundidad del perfil en JP, JC y ALe.					
Variables utilizadas conductividad, reserva alcalina, dureza total, sólidos totales disueltos y concentración de los 8 iones principales					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna					
Análisis de una vía. Factor: profundidad					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					-0,013
Nivel de significación del estadístico de muestra					97%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					966
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nº permutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
Prof 1- Prof 2	-0,023	97,7	muchas	999	976
Prof 1- Prof 3	-0,021	96,6	muchas	999	965
Prof 1- Prof 4	-0,022	96,3	muchas	999	962
Prof 1- Prof 5	0,002	42,7	muchas	999	426
Prof 2- Prof 3	-0,025	99,5	muchas	999	994
Prof 2- Prof 4	-0,016	88,5	muchas	999	884
Prof 2- Prof 5	0,01	20,7	muchas	999	206
Prof 3- Prof 4	-0,025	99,3	muchas	999	992
Prof 3- Prof 5	-0,005	53,9	muchas	999	538
Prof 4- Prof 5	-0,006	60	muchas	999	599

Tabla 4: (continuación)

ANOSIM 9					
Diferencias en profundidad					
c) Variables con comportamientos relacionados con las estaciones del año					
Valores de los 5 niveles de profundidad del perfil en JP, JC y ALe.					
<u>Variables utilizadas</u> temperatura, pH y oxígeno disuelto					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna					
Análisis de una vía. Factor: profundidad					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					-0,006
Nivel de significación del estadístico de muestra					66%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					662
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nº permutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
Prof 1- Prof 2	-0,024	99,8	muchas	999	997
Prof 1- Prof 3	-0,016	80,9	muchas	999	808
Prof 1- Prof 4	-0,002	43,4	muchas	999	433
Prof 1- Prof 5	0,031	5,5	muchas	999	54
Prof 2- Prof 3	0,024	99,4	muchas	999	993
Prof 2- Prof 4	-0,014	76	muchas	999	759
Prof 2- Prof 5	0,018	14,4	muchas	999	143
Prof 3- Prof 4	-0,024	99,3	muchas	999	992
Prof 3- Prof 5	0,003	31,7	muchas	999	316
Prof 4- Prof 5	-0,007	54,1	muchas	999	540
ANOSIM 10					
Diferencias en profundidad					
d) Nutrientes algales					
Valores de los 5 niveles de profundidad del perfil en JP, JC y ALe.					
<u>Variables utilizadas</u> fósforo total, fósforo reactivo particulado y soluble, nitratos+nitritos, amonio					
sílice reactiva					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna					
Análisis de una vía. Factor: profundidad					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					-0,02
Nivel de significación del estadístico de muestra					100%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					999
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nº permutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
Prof 1- Prof 2	-0,019	94,2	muchas	999	997
Prof 1- Prof 3	-0,024	98,6	muchas	999	808
Prof 1- Prof 4	-0,02	94,3	muchas	999	433
Prof 1- Prof 5	-0,013	77,8	muchas	999	54
Prof 2- Prof 3	-0,024	99,3	muchas	999	993
Prof 2- Prof 4	-0,019	94,1	muchas	999	759
Prof 2- Prof 5	-0,026	99,9	muchas	999	143
Prof 3- Prof 4	-0,015	84,7	muchas	999	992
Prof 3- Prof 5	-0,016	86	muchas	999	316
Prof 4- Prof 5	-0,019	95,3	muchas	999	540

Tabla 4: (continuación)

ANOSIM 11					
Diferencias entre sitios					
a) Variables relacionadas con la penetración de la luz en la columna de agua					
Valores promedio del perfil en JP, JC y ALe; valores de superficie de ALr					
<u>Variables utilizadas:</u> turbidez, sólidos suspendidos, materia orgánica e inorgánica en suspensión, polifenoles solubles y clorofila a activa fitoplanctónica					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna					
Análisis de una vía. Factor: sitios					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					-0,051
Nivel de significación del estadístico de muestra					97%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					970
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nº permutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
JP-JC	-0,049	83,8	1352078	999	837
JP-ALe	-0,06	91,2	1352078	999	911
JP-ALr	-0,052	81,8	1352078	999	817
JC-ALe	-0,042	74,9	1352078	999	748
JC-ALr	-0,012	49	1352078	999	489
ALe-ALr	-0,084	99,1	1352078	999	990
ANOSIM 12					
Diferencias entre sitios					
b) Variables relacionadas con la salinidad					
Valores promedio del perfil en JP, JC y ALe; valores de superficie de ALr					
<u>Variables utilizadas:</u> conductividad, reserva alcalina, dureza total, sólidos totales disueltos y concentración de los 8 iones principales					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna					
Análisis de una vía. Factor: sitios					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					-0,063
Nivel de significación del estadístico de muestra					100%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					998
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nº permutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
JP-JC	-0,071	97,7	1352078	999	976
JP-ALe	-0,075	97,1	1352078	999	970
JP-ALr	-0,039	81,7	1352078	999	816
JC-ALe	-0,07	96,6	1352078	999	965
JC-ALr	-0,053	91,5	1352078	999	914
ALe-ALr	-0,073	97,1	1352078	999	970
ANOSIM 13					
Diferencias entre sitios					
c) Variables con comportamiento estacional					
Valores promedio del perfil en JP, JC y ALe; valores de superficie de ALr					
<u>Variables utilizadas:</u> temperatura, pH y oxígeno disuelto					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna					
Análisis de una vía. Factor: sitios					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					-0,035
Nivel de significación del estadístico de muestra					85%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					844
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nº permutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
JP-JC	-0,076	98,7	1352078	999	986
JP-ALe	-0,046	77	1352078	999	769
JP-ALr	-0,051	82,6	1352078	999	825
JC-ALe	-0,069	97,3	1352078	999	972
JC-ALr	-0,017	48,4	1352078	999	483
ALe-ALr	0,051	18,3	1352078	999	182

Tabla 4: (continuación)

ANOSIM 14	
Diferencias entre fases	
a) Variables relacionadas con la penetración de la luz en la columna de agua	
Valores promedio del perfil en JP, JC y ALr; valores de superficie de ALr	
<u>Variables utilizadas</u> transparencia, turbidez, sólidos suspendidos, materia orgánica e inorgánica e suspensión, polifenoles solubles y clorofila a activa fitoplanctónica	
Análisis entre muestras	
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada	
Con estandarización	
Transformación: ninguna	
Análisis de una vía. Factor: fases	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,738
Nivel de significación del estadístico de muestra	0,1%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	0
ANOSIM 15	
Diferencias entre fases	
b) Variables relacionadas con la salinidad	
Valores promedio del perfil en JP, JC y ALr; valores de superficie de ALr	
<u>Variables utilizadas</u> conductividad, reserva alcalina, dureza total, sólidos totales disueltos y concentración de los 8 iones principales	
Análisis entre muestras	
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada	
Con estandarización	
Transformación: ninguna	
Análisis de una vía. Factor: fases	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,104
Nivel de significación del estadístico de muestra	12%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	115
ANOSIM 16	
Diferencias entre fases	
c) Variables con comportamiento estacional	
Valores promedio del perfil en JP, JC y ALr; valores de superficie de ALr	
<u>Variables utilizadas</u> temperatura, pH y oxígeno disuelto	
Análisis entre muestras	
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada	
Con estandarización	
Transformación: ninguna	
Análisis de una vía. Factor: fases	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,52
Nivel de significación del estadístico de muestra	0%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	0
ANOSIM 17	
Diferencias entre fases	
d) Nutrientes algales	
Valores promedio del perfil en JP, JC y ALr; valores de superficie de ALr	
<u>Variables utilizadas</u> fósforo total, fósforo reactivo particulado y soluble, nitratos+nitritos, amonio, sílice reactiva	
Análisis entre muestras	
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada	
Con estandarización	
Transformación: ninguna	
Análisis de una vía. Factor: fase	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,185
Nivel de significación del estadístico de muestra	3%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	24

Tabla 4: (continuación)

ANOSIM 18					
Diferencias entre período 1, 2 y 3: Variables ambientales					
Variables utilizadas: temperatura, conductividad, transparencia y fósforo total					
Valores promedio de los perfiles de JP, JC y ALe, valores superficiales de ALr. Se excluyeron las muestras de octubre, noviembre y marzo de todos los sitios					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna					
Análisis de una vía. Factor: período					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,852
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones				999	
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global				0	
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nº permutaciones efectuadas	Nº de R ≥ al observado
1 - 2	0,959	0,1	1352078	999	0
1 - 3	0,989	0,1	1352078	999	0
2 - 3	0,614	0,1	1352078	999	0

Tabla 5: Densidad de especies fitoplanctónicas más abundantes

Número de individuos hallados de las especies que representaron el 10% o más de la densidad total en alguna fecha y sitio (ind/ml)

Especies / mes	JP												JC											
	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J
Aphanocapsa holsatica	3.235	2.385	183	7	0	0	718	757	289	328	425	5	3.933	206	441	0	23	41	48	5	379	384	742	49
Coelomonon pusillum	0	14	3	0	0	0	8	73	233	364	1.141	36	14	41	37	0	5	0	25	105	233	873	1.046	48
Gloeocapsa dermochroa	0	0	8	2	0	23	1.377	0	46	51	34	0	0	0	6	0	0	17	0	0	0	0	0	0
Planktolynbya minor	8.407	3.806	3.526	43	0	8	8	104	769	154	55	0	8.322	5.140	5.695	18	24	14	5	82	758	110	64	33
Merismopedia warmingiana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	197	420	5	0	123	0	0	0	0	0	0	80	64	491	0
Microcystis aeruginosa	213	309	116	1	799	2.378	562	859	43	984	229	64	356	178	199	0	1.372	1.550	1.256	1.096	1.168	539	363	151
Raphidiopsis mediterranea	27	21	164	76	0	0	0	0	625	1.437	391	485	33	0	0	0	6	0	0	32	554	1.585	742	539
Ankistrodesmus spiralis	174	566	952	8	0	0	0	0	15	0	0	0	228	682	1.266	0	18	0	0	0	0	0	0	0
Kirchneriella obesa	69	151	233	18	12	0	0	8	21	0	0	0	0	233	187	64	0	0	5	0	23	0	21	0
Monoraphidium circinale	0	0	0	0	0	0	18	0	0	0	0	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	5	0
Monoraphidium minutum	286	429	471	1.228	0	99	36	30	75	45	20	0	219	685	464	2.775	73	12	105	0	9	5	23	9
Monoraphidium pusillum	439	41	447	7	18	0	11	0	37	7	0	0	480	644	210	21	77	13	14	0	0	37	27	27
Monoraphidium subclavatum	0	9	0	424	0	0	0	0	0	0	0	0	69	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0
Oocystella parva	6.662	2.722	761	68	348	602	416	851	252	520	266	180	10.252	1.850	2.817	239	1.614	483	539	580	285	169	306	324
Aulacoseira granulata var. ang.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	192	92	0	0	0	0	0	0	0	0	0	171	504	
Chaetoceros muelleri	27	0	14	0	0	0	25	11	55	9	151	5	132	0	0	0	11	0	0	0	55	18	137	7
Cyclotella meneghiniana	27	187	91	18	387	78	31	18	335	182	155	94	110	123	18	92	1.055	17	126	96	309	343	114	59
Ulnaria ulna var .ulna	0	0	0	1	0	0	22	0	0	4	17	0	0	0	0	19	0	0	0	0	18	15	20	21
Cryptomonas erosæ	110	73	0	195	329	0	31	14	49	151	31	364	99	0	46	192	566	30	51	41	213	288	121	287

Tabla 5: (continuación)

Especies / mes	ALe												ALr											
	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	233	171	2.467	0	0	9	17	10	279	313	540	7	1.096	226	822	0	69	164	2.056	891	343	55	1.005	0
<i>Coelomonon pusillum</i>	64	46	21	0	0	0	20	98	507	464	1.438	18	0	28	0	0	0	0	0	103	0	0	2.467	0
<i>Gloeocapsa dermochroa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	221	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Planktolynbya minor</i>	9.786	6.647	2.976	0	0	9	49	113	1.074	160	53	7	9.388	6.373	3.358	0	0	0	0	171	994	0	91	0
<i>Merismopedia warmingiana</i>	0	0	0	48	0	0	6	0	0	27	153	0	274	0	0	0	0	0	0	0	1.199	0	0	0
<i>Microcystis aeruginosa</i>	251	154	96	11	891	4.162	774	263	635	489	144	14	274	0	137	627	4.112	2.303	0	274	377	28	137	164
<i>Raphidiopsis mediterranea</i>	0	0	75	0	0	0	0	0	658	1.478	692	397	0	0	0	0	0	0	0	0	240	663	777	388
<i>Ankistrodesmus spiralis</i>	174	1.148	1.672	0	0	0	0	0	0	0	0	0	274	221	1.576	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Kirchneriella obesa</i>	14	0	0	766	5	0	11	0	46	0	0	5	343	0	0	1.839	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Monoraphidium circinale</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	193	0	3.385	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Monoraphidium minutum</i>	274	171	297	271	9	45	51	6	5	55	5	7	343	829	754	0	1.302	3.838	55	103	171	0	0	0
<i>Monoraphidium pusillum</i>	82	63	320	930	27	5	57	55	73	46	5	14	0	663	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Monoraphidium subclavatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.096	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oocystella parva</i>	8.566	2.587	905	352	1.371	635	1.074	610	641	393	455	274	11.513	2.872	959	0	0	219	110	548	1.645	276	228	228
<i>Aulacoseira granulata</i> var. ang.	0	0	0	0	0	0	0	0	9	9	379	167	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	503	23
<i>Chaetoceros muelleri</i>	0	0	9	0	0	0	0	3	18	18	434	0	0	55	0	0	0	0	0	0	0	28	868	0
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	14	9	158	66	1.954	77	123	23	489	270	153	39	206	0	137	251	1.233	877	164	377	548	55	183	0
<i>Ulnaria ulna</i> var. ulna	0	0	0	6	0	0	0	0	0	1	37	7	0	0	0	84	0	0	0	0	0	0	365	206
<i>Cryptomonas erosæ</i>	91	29	69	85	208	14	43	53	110	162	142	199	0	0	0	418	343	55	27	206	69	193	228	114

Tabla 6: Resultados de Tests H de Kruskal-Wallis
Diferencias entre los cuatro sitios de muestreo

Transparencia	H	gl	N	p	Polifenoles solubles	H	gl	N	p
	1,83	3	48	0,61		1,83	3	48	0,61
	Sitio	N	Suma de rangos			Sitio	N	Suma de rangos	
	JP	12	331			JP	12	331	
	JC	12	311			JC	12	245	
Turbidez	ALe	12	292		Clorofila a activa fitoplanctónica	ALe	12	285	
	ALr	12	243			ALr	12	316	
	H	gl	N	p		H	gl	N	p
	0,20	3	48	0,98		2,86	3	48	0,41
	Sitio	N	Suma de rangos			Sitio	N	Suma de rangos	
Sólidos suspendidos	JP	12	278		Densidad fitoplanctónica	JP	12	311	
	JC	12	300			JC	12	333	
	ALe	12	308			ALe	12	281	
	ALr	12	291			ALr	12	204	
	H	gl	N	p		H	gl	N	p
Materia orgánica en suspensión	0,44	3	48	0,93	Coeficiente de extinción de la luz, E	2,24	3	48	0,52
	Sitio	N	Suma de rangos			Sitio	N	Suma de rangos	
	JP	12	297			JP	12	250	
	JC	12	314			JC	12	319	
	ALe	12	296			ALe	12	268	
Materia inorgánica en suspensión	ALr	12	269			ALr	12	339	
	H	gl	N	p	Cobertura de macrófitas sumergidas	H	gl	N	p
	0,44	3	48	0,93		0,40	3	48	0,94
	Sitio	N	Suma de rangos			Sitio	N	Suma de rangos	
	JP	12	293			JP	12	291	
	JC	12	320			JC	12	320	
	ALe	12	286			ALe	12	283	
	ALr	12	277			ALr	12	282	
	H	gl	N	p		H	gl	N	p
	0,60	3	48	0,90		5,80	3	48	0,12
	Sitio	N	Suma de rangos			Sitio	N	Suma de rangos	
	JP	12	301			JP	12	207	
	JC	12	313			JC	12	277	
	ALe	12	299			ALe	12	335	
	ALr	12	263			ALr	12	357	

Tabla 7: Resultados de Tests U de Mann-Whitney
Diferencias entre sitios J y AL

	Suma de rangos		Estadístico U	Z ajustado	p	Casos válidos		p ajustada
	J	AL				J	AL	
Transparencia	641,5	534,5	234,5	1,10	0,27	24	24	0,27
Turbidez	577,5	598,5	277,5	-0,22	0,83	24	24	0,83
Sólidos suspendidos	611	565	265	0,47	0,64	24	24	0,65
Materia orgánica suspensión	613	563	263	0,52	0,61	24	24	0,62
Materia inorgánica suspensión	614	562	262	0,54	0,59	24	24	0,60
Polifenoles solubles	575,5	600,5	275,5	-0,26	0,80	24	24	0,80
Clorofila fitoplanctónica	643	485	209	1,43	0,15	24	23	0,16
Densidad fitoplanctónica	569	607	269	-0,39	0,70	24	24	0,71
Coeficiente extinción luz	611	565	265	0,47	0,64	24	24	0,65
Cobertura macrófitas	484	692	184	-2,15	0,03	24	24	0,03

Los test señalados en rojo son significativos p <0,05

Tabla 8: Resultados Análisis de Componentes Principales

Variables: Variables medidas en el campo y sólidos suspendidos particulados					
Se analizaron 6 variables x 48 casos					
Tolerance of eigenanalysis set at 1E-7					
Datos transformados y estandarizados					
		Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Eigenvalores		2,78	1,55	1,05	0,41
Porcentaje		46,36	25,88	17,47	6,75
Porcentaje acumulado		46,36	72,24	89,71	96,46
PCA variable loadings					
	Transformación	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Temperatura	no transformados	0,15	0,693	-0,22	-0,571
Conductividad	log(x+1)	-0,557	0,142	-0,018	0,207
pH	no transformados	-0,229	0,684	0,118	0,46
Ox.disuelto	no transformados	0,074	0,081	0,96	-0,108
Transparencia	no transformados	0,531	0,104	-0,109	0,637
Sol.Suspendidos	log(x+1)	-0,572	-0,124	-0,065	0,042
PCA case scores					
Fecha	Grupo	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Jul	JP	-0,349	-0,12	0,131	0,109
Ago	JP	-0,387	-0,105	-0,02	0,028
Sep	JP	-0,391	-0,15	-0,057	0,054
Oct	JP	-0,097	0,012	0,026	-0,199
Nov	JP	-0,02	0,11	0,134	-0,081
Dic	JP	0,091	0,198	-0,039	0,083
Ene	JP	0,072	0,128	-0,159	-0,076
Feb	JP	0,001	0,093	-0,245	-0,015
Mar	JP	0,311	0,09	0,028	0,207
Abr	JP	0,209	-0,021	-0,002	0,041
May	JP	0,269	-0,09	0,161	-0,002
Jun	JP	0,346	-0,381	-0,049	0,027
Jul	JC	-0,375	-0,101	0,128	0,097
Ago	JC	-0,382	-0,099	-0,027	0,013
Sep	JC	-0,367	-0,138	-0,034	0,023
Oct	JC	0,007	0,039	-0,001	-0,191
Nov	JC	-0,006	0,108	0,042	-0,065
Dic	JC	0,029	0,182	-0,145	0,071
Ene	JC	0,013	0,141	-0,321	-0,023
Feb	JC	-0,044	0,169	-0,239	0,039
Mar	JC	0,252	0,07	0,057	0,16
Abr	JC	0,147	-0,057	-0,073	0,002
May	JC	0,25	-0,028	0,235	0,032
Jun	JC	0,298	-0,389	-0,049	-0,014
Jul	ALe	-0,323	-0,08	0,197	0,118
Ago	ALe	-0,394	-0,097	-0,016	0,003
Sep	ALe	-0,378	-0,139	-0,036	0,014
Oct	ALe	0,022	-0,03	-0,193	-0,115
Nov	ALe	-0,001	0,066	-0,1	-0,056
Dic	ALe	-0,039	0,123	-0,174	-0,016
Ene	ALe	0,053	0,217	-0,225	0,042
Feb	ALe	-0,035	0,218	-0,226	0,073
Mar	ALe	0,314	0,041	-0,066	0,154
Abr	ALe	0,22	-0,061	-0,045	-0,026
May	ALe	0,22	-0,056	0,129	0,011
Jun	ALe	0,349	-0,429	-0,071	-0,055
Jul	ALr	-0,304	-0,057	0,255	0,086
Ago	ALr	-0,321	-0,107	-0,084	-0,029
Sep	ALr	-0,352	-0,132	0,003	-0,015
Oct	ALr	0,023	-0,022	-0,004	-0,255
Nov	ALr	-0,005	0,18	0,295	-0,157
Dic	ALr	0,11	0,289	0,254	-0,014
Ene	ALr	0,052	0,451	0,153	-0,05
Feb	ALr	-0,097	0,299	0,046	-0,05
Mar	ALr	0,276	0,108	0,012	0,158
Abr	ALr	0,183	0,052	0,299	-0,03
May	ALr	0,207	-0,085	0,185	-0,058
Jun	ALr	0,345	-0,409	-0,07	-0,051

Tabla 9: Resultados Análisis de Componentes Principales

Variables: Concentraciones de iones en el agua (con excepción del sulfato)					
Se analizaron 7 variables x 48 cases					
Tolerance of eigenanalysis set at 1E-7					
Datos transformados y estandarizados					
		Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Eigenvalores		3,30	1,49	1,21	0,65
Porcentaje		47,18	21,22	17,27	9,22
Porcentaje acumulado		47,18	68,40	85,67	94,89
PCA variable loadings					
	Transformación	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Calcio	log(x+1)	-0,09	-0,065	0,766	-0,631
Magnesio	raiz cuadrada	0,3	0,137	0,552	0,646
Sodio	log(x+1)	0,504	-0,12	-0,201	-0,261
Potasio	log(x+1)	0,482	-0,247	-0,164	-0,223
Cloruro	log(x+1)	0,485	0,253	0,021	-0,113
Bicarbonato	no transformados	0,315	-0,597	0,199	0,215
Carbonato	no transformados	0,285	0,694	0,034	-0,086
PCA case scores					
Grupos	Fecha	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
JP	Jul	0,679	-0,042	0,12	0,16
	Ago	0,229	0,032	0,128	0,126
	Sep	0,245	0,019	0,05	0,124
	Oct	0,19	-0,218	-0,145	-0,242
	Nov	0,099	0,098	-0,12	-0,002
	Dic	-0,047	0,189	-0,05	-0,193
	Ene	-0,011	-0,009	-0,018	0,049
	Feb	0,088	0,025	0,124	-0,115
	Mar	-0,162	0,015	0,004	-0,025
	Abr	0,008	-0,16	-0,163	0,05
	May	-0,207	-0,135	0,028	0,017
	Jun	-0,214	-0,312	0,297	-0,075
JC	Jul	0,592	-0,032	0,011	-0,024
	Ago	0,29	0,029	0,097	0,081
	Sep	0,146	0,023	0,183	-0,01
	Oct	0,172	-0,227	-0,283	-0,299
	Nov	0,044	0,054	-0,12	0,012
	Dic	-0,053	0,185	-0,021	-0,136
	Ene	0,032	0,059	-0,088	0,015
	Feb	-0,016	0,243	0,112	-0,117
	Mar	-0,174	0,021	-0,063	0,025
	Abr	-0,084	-0,099	-0,199	0,135
	May	-0,191	-0,093	0,017	0,001
	Jun	-0,24	-0,294	0,331	0,027
ALe	Jul	0,623	-0,012	0,088	0,056
	Ago	0,296	0,05	0,115	0,129
	Sep	0,186	0,016	0,035	0,146
	Oct	0,146	-0,271	-0,235	-0,266
	Nov	0,031	0,012	-0,155	0,053
	Dic	-0,165	0,159	-0,003	-0,185
	Ene	-0,161	0,243	-0,061	0,022
	Feb	-0,061	0,374	0,189	-0,087
	Mar	-0,254	-0,042	-0,002	-0,015
	Abr	-0,252	-0,111	-0,089	0,095
	May	-0,155	-0,134	-0,124	0,055
	Jun	-0,316	-0,31	0,282	-0,101
ALr	Jul	0,567	0,019	0,106	0,016
	Ago	0,157	-0,03	0,034	-0,022
	Sep	0,01	-0,049	0,082	-0,041
	Oct	-0,063	-0,225	-0,442	0,13
	Nov	-0,265	0,149	-0,283	0,198
	Dic	-0,537	0,369	0,131	0,036
	Ene	-0,126	0,355	-0,054	-0,115
	Feb	0,081	0,379	0,01	-0,067
	Mar	-0,216	0,036	-0,159	0,117
	Abr	-0,202	-0,011	-0,073	0,049
	May	-0,372	-0,071	0,052	0,214
	Jun	-0,368	-0,267	0,322	-0,002

**>El epifiton y su relación con las fases contrastantes
en la laguna Lacombe**

Tabla 1: Variables relacionadas con el fitoperifiton sobre junco y la biomasa de dicha macrófita

Se detallan los valores de la segunda, séptima y decimo tercera sección y el promedio de valores en el perfil

pg. 1 de 2

Variable	Sección	JP											
		Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
Densidad total (ind/cm ²)	2	225.734	140.147	157.854	1.369.666	1.660.622	63.190	332.706	1.454.827	109.756	151.026	195.772	272.891
	7	262.624	335.922	110.637	1.319.648	988.846	94.918	85.593	885.953	25.426	207.701	216.901	92.349
	13	244.989	42.828	18.243	36.112	360.099	107.636	16.508	98.938	5.695	12.327	13.116	42.000
	Promedio	198.254	130.475	128.286	694.580	847.894	137.971	168.863	698.245	97.811	116.267	164.200	118.653
Biovolumen (µm ³ x10 ⁶ /cm ²)	2	316	215	289	2.870	3.791	936	4.965	18.957	3.576	8.180	7.768	7.141
	7	563	558	213	1.549	1.081	1.823	2.411	11.863	878	1.477	4.699	204
	13	445	68	8	35	244	412	281	2.971	48	40	50	43
	Promedio	330	207	233	1.197	1.579	1.234	2.486	11.430	1.724	2.273	4.967	1.979
Clorofila a activa (µg/cm ²)	2	0,3	1,1	0,4	18,4	9,7	2,2	5,0	4,3	1,6	8,7	3,6	12,6
	7	0,2	1,7	0,6	10,9	4,5	2,9	6,8	3,8	2,8	3,6	2,1	1,3
	13	0,7	1,1	0,0	1,4	1,0	0,6	3,1	1,7	0,2	0,5	0,7	0,7
	Promedio	0,3	1,3	0,3	10,0	5,0	2,1	5,6	3,4	2,7	5,1	2,1	4,6
Feopigmentos (µg/cm ²)	2	0,16	0,00	0,01	0,00	0,94	0,59	0,00	0,39	0,74	0,41	1,39	2,76
	7	0,11	0,00	0,03	0,42	0,09	0,68	0,04	0,00	0,11	0,92	0,53	0,08
	13	0,00	0,00	0,02	0,08	0,03	0,09	0,00	0,25	0,00	0,17	0,30	0,16
	Promedio	0,10	0,00	0,02	0,24	0,50	0,47	0,16	0,17	0,56	0,09	0,78	0,83
Indice de pigmentos (%)	2	63	100	97	100	91	79	100	92	69	96	72	82
	7	62	100	95	96	98	81	99	100	96	80	80	94
	13	100	100	67	94	98	87	100	87	100	74	70	82
	Promedio	76	100	95	98	91	82	97	95	83	98	73	85
Riqueza específica (N° de spp.)	2	22	13	12	24	34	33	46	45	49	43	43	35
	7	26	13	15	27	31	27	39	43	32	32	41	31
	13	22	12	13	14	22	30	32	38	22	27	37	26
	Promedio	23	12	12	20	30	35	39	42	38	37	42	31
Indice de Shannon-Wiener H (bits/ind)	2	1,47	1,35	1,10	1,71	2,54	2,05	2,82	2,72	2,02	1,92	2,50	1,46
	7	1,12	1,17	0,85	2,06	1,86	1,54	2,60	2,32	1,74	0,90	2,21	1,27
	13	1,75	0,88	1,10	0,99	1,84	2,00	2,24	2,28	1,73	1,54	1,75	1,56
Indice de equitabilidad J'	2	0,48	0,53	0,44	0,54	0,72	0,59	0,74	0,71	0,52	0,51	0,66	0,41
	7	0,34	0,46	0,31	0,63	0,54	0,47	0,71	0,62	0,50	0,26	0,60	0,37
	13	0,57	0,35	0,43	0,38	0,59	0,59	0,65	0,63	0,56	0,47	0,48	0,48
Biovolumen promedio/ ind		1.663	1.585	1.815	1.723	1.862	8.942	14.724	16.370	17.629	19.546	30.252	16.675
Densidad junco (ejes/m ²)		11	7	11	7	5	12	8	17	15	13	10	11
Longitud promedio eje (cm)		288,6	304,0	354,5	368,8	377,8	375,3	368,9	375,0	352,1	384,8	394,9	398,8
Superficie colonizable (cm ² /eje)		575	611	680	683	689	752	801	735	779	979	1.003	906
Superficie colonizable (m ² /m ² laguna)		0,61	0,44	0,73	0,49	0,34	0,87	0,64	1,21	1,13	1,23	1,02	1,02

Tabla 1: (continuación)

Variable	Sección	JC											
		Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
Densidad total (ind/cm ²)	2	136.020	47.809	214.007	2.376.219	1.829.266	291.128	142.634	347.196	67.012	170.794	823.842	180.877
	7	112.699	185.263	226.906	413.390	541.751	131.570	89.857	340.623	50.451	221.695	78.285	158.182
	13	60.676	21.319	7.984	35.591	221.863	353.740	125.134	42.375	63.141	173.649	86.947	20.194
	Promedio	96.124	78.270	132.024	929.838	751.249	267.927	142.729	169.100	60.555	230.944	194.068	101.128
Biovolumen (µm ³ x10 ⁶ /cm ²)	2	200	92	411	4.364	3.785	3.295	3.260	3.375	821	3.521	14.419	1.599
	7	201	418	388	885	598	1.120	874	4.227	4.108	3.951	3.586	572
	13	81	42	15	14	78	194	3.668	657	2.382	696	250	29
	Promedio	141	153	283	1.846	1.256	1.671	2.232	2.495	1.631	3.054	4.690	673
Clorofila a activa (µg/cm ²)	2	0,3	0,5	0,1	23,6	11,9	5,0	5,0	5,9	8,0	7,0	11,5	10,7
	7	0,1	1,8	0,5	7,4	4,3	3,2	3,9	4,6	0,9	5,9	2,3	2,2
	13	0,0	0,4	0,0	0,4	0,5	1,1	1,8	1,9	0,2	5,3	2,1	0,3
	Promedio	0,2	0,7	0,2	9,3	5,8	2,8	4,2	4,0	2,6	5,7	5,6	4,1
Feopigmentos (µg/cm ²)	2	0,07	0,02	0,08	3,98	2,32	0,35	0,53	0,40	0,63	0,26	2,41	4,76
	7	0,08	0,00	0,11	0,00	0,29	0,55	0,49	0,00	0,20	0,14	0,43	2,28
	13	0,07	0,00	0,04	0,02	0,08	0,29	0,24	0,19	0,07	0,83	0,26	0,20
	Promedio	0,06	0,01	0,06	1,56	0,65	0,53	0,44	0,27	0,37	0,47	1,09	2,38
Indice de pigmentos (%)	2	80	95	62	86	84	93	90	94	93	96	83	69
	7	53	100	82	100	94	85	89	100	81	98	84	49
	13	0	100	38	95	88	79	88	91	73	87	89	60
	Promedio	73	98	72	86	90	84	91	94	87	92	84	63
Riqueza específica (N° de spp.)	2	22	11	20	20	35	33	48	44	33	40	49	39
	7	26	11	16	20	35	25	41	39	38	30	40	36
	13	26	12	10	13	9	31	33	27	40	33	34	24
	Promedio	24	14	14	19	30	31	43	37	36	39	42	33
Indice de Shannon-Wiener H (bits/ind)	2	2,13	0,84	1,54	1,31	2,58	2,16	2,47	2,41	2,31	1,97	2,28	2,08
	7	1,71	0,75	0,91	1,46	1,99	1,82	2,32	2,13	2,23	1,69	2,08	1,37
	13	1,75	0,44	0,71	0,59	1,31	1,62	2,32	2,06	2,47	2,11	1,81	1,63
Indice de equitabilidad J'	2	0,69	0,35	0,52	0,44	0,73	0,62	0,64	0,64	0,66	0,54	0,59	0,57
	7	0,53	0,31	0,33	0,49	0,56	0,56	0,63	0,58	0,61	0,50	0,56	0,38
	13	0,54	0,18	0,31	0,23	0,60	0,47	0,66	0,63	0,67	0,60	0,51	0,51
Biovolumen promedio/ ind		1.466	1.960	2.144	1.986	1.672	6.236	15.639	14.753	26.934	13.223	24.169	6.659
Densidad junco (ejes/m ²)		30	21	35	34	29	61	63	81	9	13	19	29
Longitud promedio eje (cm)		300,4	321,7	333,8	407,8	401,5	411,7	378,8	360,9	368,9	385,8	389,0	370,8
Superficie colonizable (cm ² /eje)		482	630	683	675	777	821	662	677	892	1.042	918	765
Superficie colonizable (m ² /m ² laguna)		1,42	1,31	2,40	2,28	2,23	4,97	4,17	5,46	0,80	1,33	1,76	2,22

Tabla 2: Especies halladas en el fitoperifiton sobre junco
Listado de los taxa discriminados en las diferentes categorías taxonómicas:

pg. 1 de 2

DIVISION CHLOROPHYTA	
Clase Chlorophyceae	Clase Zygnematophyceae
ORDEN CHLOROCOCCALES	ORDEN DESMIDIALES
<i>Schroederia indica</i>	<i>Actinotaenium diplosporum</i>
<i>Characium pluricocum</i>	<i>Closterium diana var. diana f. diana</i>
<i>Pediastrum boryanum</i>	<i>Closterium venus var. venus f. venus</i>
<i>Botryococcus braunii</i>	<i>Cosmarium dybowski</i>
<i>Coenocystis subcylindrica</i>	<i>Cosmarium formosulum aff. var. nathorstii</i>
<i>Oocystella nephrocytioides</i>	<i>Cosmarium phaseolus var. minus</i>
<i>Oocystella parva</i>	<i>Cosmarium pseudorectangulare var. pseudorectangulare</i>
<i>Oocystella aff. lacustris</i>	<i>Cosmarium sociale</i>
<i>Eremosphaeria eremosphaera</i>	<i>Cosmarium subgranulatum var. granulatum</i>
<i>Ankistrodesmus spiralis</i>	<i>Staurostrum inflexum</i>
<i>Choricystis fina</i>	<i>Staurostrum muticum</i>
<i>Monoraphidium circinale</i>	ORDEN ZYGNEMATALES
<i>Monoraphidium minutum</i>	<i>Mougeotia virescens</i>
<i>Monoraphidium griffithi</i>	<i>Spirogyra puncticulata</i>
<i>Monoraphidium subclavatum</i>	<i>Spirogyra</i> sp.1
<i>Monoraphidium tortile</i>	<i>Spirogyra</i> sp.2
<i>Kirchneriella</i> sp.	
<i>Tetraedron minimum</i>	
<i>Actinastrum hantzschii</i>	
<i>Coelastrum astroideum</i>	
<i>Scenedesmus acuminatus</i>	
<i>Scenedesmus eornis</i>	
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	
<i>Scenedesmus aff. semipulcher</i>	
<i>Crucigenia quadrata</i>	
<i>Tetrastrum regulare</i>	
ORDEN VOLVOCALES	
<i>Chlamydomonas</i> sp.	
<i>Hemitoma meandronicus</i>	
ORDEN CHAETOPHORALES	
<i>Aphanochaete aff. pascheri</i>	
<i>Chloroclonium gloeophilum</i>	
<i>Stigeoclonium tenue</i>	
ORDEN OEDOGONIALES	
<i>Oedogonium inversum</i>	
<i>Oedogonium macrandrium</i>	
<i>Oedogonium aff. sphaerandrium</i>	
ORDEN KLEBSORMIDIALES	
<i>Coleochaete orbicularis</i>	
	Clase Bacillariophyceae
	ORDEN CENTRALES
	<i>Aulacoseira granulata var. angustissima</i>
	<i>Chaetoceros muelleri</i>
	<i>Cyclotella meneghiniana</i>
	<i>Cyclotella</i> sp.
	<i>Melosira varians</i>
	ORDEN PENNALES
	<i>Ulnaria acus</i>
	<i>Ulnaria ulna var. ulna fo. 1</i>
	<i>Ulnaria ulna var. ulna fo. 2</i>
	<i>Mastogloia elliptica var. elliptica</i>
	<i>Anomoeneis sphaerophora f. costata</i>
	<i>Anomoeneis sphaerophora f. sphaerophora</i>
	<i>Gomphonema truncatum</i>
	<i>Complejo Gomphonema parvulum-Gomphonema gracile</i>
	<i>Navicula peregrina</i>
	<i>Navicula veneta</i>
	<i>Navicula aff. trivialis</i>
	<i>Craticula buderii</i>
	<i>Craticula aff. elkab</i>
	<i>Hippodonta hungarica</i>
	<i>Plagiotropis lepidoptera</i>
	<i>Navicella pusilla</i>
	<i>Amphora copulata</i>
	<i>Amphora veneta</i>
	<i>Denticula aff. valida</i>
	<i>Hantzschia amphioxys</i>
	<i>Nitzschia acicularis</i>
	<i>Nitzschia amphibia</i>
DIVISION HETEROKONTOPHYTA	
Clase Xanthophyceae	
<i>Characiopsis subulata</i>	
<i>Goniochloris smithii</i>	
<i>Ophiocytium capitatum</i>	
<i>Tribonema</i> sp.	

Tabla 2 (continuación)

DIVISION CYANOPHYTA
ORDEN CHROOCOCCALES
Familia Synechococcaceae
<i>Synechococcus nidulans</i>
Familia Merismopediaceae
<i>Merismopedia warmingiana</i>
<i>Merismopedia punctata</i>
<i>Aphanocapsa holsatica</i>
<i>Coelosphaerium punctiferum</i>
<i>Coelomorion pusillum</i>
Familia Myrocystaceae
<i>Microcystis aeruginosa</i>
Familia Chroococcaceae
<i>Chroococcus minutus</i>
<i>Chroococcus dispersus</i>
<i>Chroococcus vacuolatus</i>
Familia Enthophysalidaceae
<i>Chlorogloea</i> aff. <i>gentilis</i>
Familia Xenococcaceae
<i>Xenococcus</i> sp.
Familia Chamaeosiphonaceae
<i>Geitleribactron periphyticum</i>
ORDEN NOSTOCALES
Familia Nostocaceae
<i>Anabaena ambigua</i>
<i>Nostoc paludosum</i>
<i>Raphidiopsis mediterranea</i>
Familia Rivulariaceae
<i>Calothrix bharadwajae</i>
<i>Calothrix javanica</i>
<i>Rivularia aquatica</i>

DIVISION EUGLENOPHYTA
<i>Lepocinclis salina</i> fo. <i>salina</i>
<i>Euglena</i> sp.
<i>Phacus pseudonordstedtii</i>
<i>Phacus acuminatus</i>
<i>Trachelomonas</i> aff. <i>volvocina</i>

DIVISION DINOPHYTA
<i>Peridinium</i> sp.

DIVISION HETEROKONTOPHYTA
ORDEN PENNALES (continuación)
<i>Nitzschia</i> aff. <i>compressa</i>
<i>Nitzschia hungarica</i>
<i>Nitzschia</i> aff. <i>paleacea</i>
<i>Nitzschia sigmoidea</i>
<i>Epithemia adnata</i>
<i>Epithemia sorex</i>
<i>Rhopalodia gibba</i>
<i>Rhopalodia operculata</i>
<i>Rhopalodia</i> aff. <i>rupestris</i>
<i>Campilodiscus clypeus</i>
<i>Surirella striatula</i>
<i>Surirella ovalis</i>

ORDEN OSCILLATORIALES
Familia Pseudoanabaenaceae
<i>Jaaginema</i> <i>geitleri</i>
<i>Jaaginema metaphyticum</i>
<i>Jaaginema subtilissimum</i>
<i>Jaaginema</i> aff. <i>neglectum</i>
<i>Limnothrix lauterbornii</i>
<i>Pseudoanabaena minima</i>
<i>Planktolyngbya microspira</i>
<i>Leibleinia epiphytica</i>
<i>Leibleinia inconspicua</i>
<i>Leptolyngbya notata</i>
<i>Leptolyngbya subtilis</i>
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>
<i>Heteroleibleinia pusilla</i>
<i>Heteroleibleinia rigidula</i>
<i>Spirulina laxissima</i>
Familia Phormidiaceae
<i>Phormidium chalybeum</i>
<i>Phormidium</i> aff. <i>versicolor</i>
Familia Oscillatoriaceae
<i>Lyngbya martensiana</i>
<i>Lyngbya cincinnata</i>
<i>Oscillatoria</i> aff. <i>putrida</i>
<i>Lyngbya spiralis</i>

Tabla 3: Especies más abundantes del fitoperifiton sobre junco (por secciones)

Densidad de los taxa que representaron 10% de la abundancia total en algún sitio, sección y fecha (ind/cm² sustrato)

JP												
Sección 1	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Jaaginema metaphyticum</i>	0	12.892	0	6.059	4.709	1.929	4.167	10.316	0	0	0	192
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	4.363	95.797	15.656	51.482	1.392	757	0
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	5.534	21.821	116.783	2.159	518	0	0
<i>Heteroleibleinia pusilla</i>	0	0	0	121.182	94.179	3.666	0	0	764	0	0	0
<i>Calothrix javanica</i>	0	0	0	0	0	5.887	111.843	268.490	5.848	622	1.214	192
<i>Oedogonium inversum</i>	560	0	544	84	9.418	4.521	687	8.551	245	783	1.429	207
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	5.042	258	4.896	8.079	9.418	6.549	225	6.192	4.390	987	1.475	0
<i>Ulnaria acus</i>	0	645	2.176	161.576	656	219	43.157	16	18.939	15.010	867	4.374
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	27.780	47.557	20.405	2.013	1.408	36.060
<i>Amphora veneta</i>	20.168	516	4.352	44.435	47.090	51.704	47.609	16.231	26.167	9.826	1.257	12.985
<i>Complejo G.p.-G.g.</i>	106.446	16.632	193.131	490.787	21.190	4.301	11.749	4.260	14.961	6.104	2.224	36.595
<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i>	560	0	0	0	0	465	11.201	60.924	26.934	2.181	14.658	30.128
<i>Navicula veneta</i>	102.522	2.837	10.336	42.414	25.899	3.228	16.102	1.361	20.388	655	219	1.352
<i>Nitzschia amphibia</i>	560	0	5.440	8.079	162.459	21.500	66.920	29.752	111.812	55.457	2.780	91.949
Otras spp.	13.443	2.450	4.352	66.939	469.232	32.299	204.333	130.950	132.895	21.427	7.311	58.627
Sección 2	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Jaaginema metaphyticum</i>	622	18.400	0	1.795	0	122	2.414	39.630	5	0	0	1.856
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	1.459	9.910	22.363	8.692	2.718	2.552	560
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	3.424	36.172	110.013	0	344	0	0
<i>Heteroleibleinia pusilla</i>	373	11.954	0	134.661	213.218	1.784	9.581	0	0	0	749	0
<i>Calothrix javanica</i>	0	0	0	0	0	0	69.418	213.430	2.982	355	2.200	514
<i>Oedogonium inversum</i>	280	0	0	2.017	52.755	3.291	418	3.337	493	593	4.051	208
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	13.960	1.677	799	16.159	21.981	628	1.500	11.181	576	1.101	1.749	720
<i>Ulnaria acus</i>	0	323	6.795	148.127	2.198	770	9.942	47.080	21.428	4.798	17.446	8.737
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	7	16.849	76.966	2.794	5.829	23.783	5.203
<i>Amphora veneta</i>	14.188	5.239	8.791	122.986	206.624	4.255	17.640	165.698	4.793	16.341	9.550	13.866
<i>Complejo G.p.-G.g.</i>	101.837	86.016	111.097	712.806	85.727	649	9.549	11.827	1.516	5.436	8.002	23.516
<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i>	405	172	1.199	0	0	223	6.396	233.479	646	4.218	17.462	2.153
<i>Navicula veneta</i>	76.749	5.403	20.381	64.637	112.104	1.202	6.057	23.434	1.838	3.107	1.300	582
<i>Nitzschia amphibia</i>	653	2.989	5.195	62.840	428.635	33.643	48.868	169.916	48.709	83.763	63.746	183.041
Otras spp.	16.637	7.653	3.597	103.638	537.379	11.733	87.993	326.471	14.607	22.424	43.031	31.937
Sección 4	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Jaaginema metaphyticum</i>	1.244	23.908	0	10.103	0	681	47	22.884	29	19	0	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	4.730	658	51.354	325	777	51.496	177
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	1.255	4.839	137.677	816	385	402	0
<i>Heteroleibleinia pusilla</i>	746	23.908	0	151.540	146.088	7.533	1.076	0	59	0	0	12
<i>Calothrix javanica</i>	0	0	0	0	0	366	14.667	117.834	4.293	719	3.717	222
<i>Oedogonium inversum</i>	0	0	0	1.609	48.496	1.591	221	3.586	387	4.368	3.469	265
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	22.877	3.096	5.132	5.838	22.475	2.904	1.865	14.947	2.178	816	2.879	1.317
<i>Ulnaria acus</i>	0	0	9.897	117.444	2.248	226	5.322	16.804	4.300	8.546	37.378	1.132
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	1.890	98.531	4.080	6.234	54.946	4.734
<i>Amphora veneta</i>	8.208	9.962	8.065	60.616	110.128	3.456	2.829	169.549	2.440	12.076	27.560	3.715
<i>Complejo G.p.-G.g.</i>	97.227	155.399	245.602	452.095	38.208	870	1.227	36.303	1.387	4.271	14.690	5.683
<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i>	249	344	0	55	0	47	3.711	106.977	1.717	3.595	20.149	942
<i>Navicula veneta</i>	50.976	7.969	10.997	40.411	51.693	3.680	372	7.009	677	4.176	1.401	1.858
<i>Nitzschia amphibia</i>	746	5.977	8.797	45.462	610.199	40.404	9.599	319.734	53.281	141.039	188.920	56.623
Otras spp.	20.390	13.501	2.932	119.948	252.852	15.414	7.859	293.731	13.534	14.028	66.995	13.367

Tabla 3. (continuación)

JP												
Sección 7	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Jaaginema metaphyticum</i>	939	0	0	0	0	107	403	1.420	23	0	70	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	5.823	555	3.034	470	307	6.575	1.876
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	412	2.419	271.985	148	7	0	0
<i>Heteroleibleinia pusilla</i>	0	35.928	8.983	377.927	233.164	10.968	5.889	2.645	0	0	0	1.462
<i>Calothrix javanica</i>	0	0	0	0	0	0	14.362	41.464	69	409	568	376
<i>Oedogonium inversum</i>	376	0	150	0	1.814	1.106	5.947	4.368	506	1.601	2.419	477
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	19.349	9.957	3.293	158.129	15.458	931	1.857	17.815	562	1.212	2.084	1.267
<i>Ulnaria acus</i>	0	649	1.496	15.813	0	156	4.777	6.165	2.889	661	19.291	107
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	1.407	37.886	388	7.924	8.646	330
<i>Amphora veneta</i>	12.588	6.340	2.096	78.274	100.479	2.187	3.975	105.157	875	6.108	26.632	2.621
<i>Complejo G.p.-G.g.</i>	178.273	226.134	89.078	249.843	32.205	2.370	1.509	13.321	1.373	7.811	4.748	562
<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i>	188	490	0	214	0	0	202	26.802	184	2.304	15.886	44
<i>Navicula veneta</i>	42.830	40.155	2.845	79.064	48.951	1.216	1.508	2.937	122	2.611	430	2.810
<i>Nitzschia amphibia</i>	0	8.453	1.048	238.774	421.885	58.023	24.654	191.750	15.155	170.880	93.972	67.682
Otras spp.	8.457	7.816	1.648	121.610	134.890	11.618	16.129	159.205	2.662	5.867	35.581	12.736
Sección 10	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Jaaginema metaphyticum</i>	297	0	0	0	0	0	18	539	0	0	666	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	25.935	588	14.265	50	837	8.394	2.478
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	1.389	619	36.271	58	623	95	0
<i>Heteroleibleinia pusilla</i>	446	5.554	49.014	95.755	139.786	103.961	83	809	0	48	1.293	1.949
<i>Calothrix javanica</i>	0	0	0	0	0	463	844	10.158	0	88	531	0
<i>Oedogonium inversum</i>	297	0	0	286	1.306	583	2.020	3.790	275	1.259	820	101
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	4.307	1.173	514	9.697	4.820	1.853	936	2.091	191	965	711	197
<i>Ulnaria acus</i>	0	0	618	7.576	3.013	0	544	4.010	1.467	1.595	51.669	256
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	108	4.413	189	886	6.044	565
<i>Amphora veneta</i>	13.072	5.114	617	606	100.020	45.850	3.064	25.769	750	16.760	6.064	3.903
<i>Complejo G.p.-G.g.</i>	78.124	64.165	28.977	46.632	7.230	6.021	324	4.327	602	3.892	1.347	295
<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i>	891	261	0	0	0	0	0	4.812	16	42	3.164	59
<i>Navicula veneta</i>	32.378	4.238	1.439	859	8.435	30.567	546	2.701	84	786	968	472
<i>Nitzschia amphibia</i>	0	876	206	3.636	230.768	147.276	5.431	108.224	9.027	83.960	104.172	33.700
Otras spp.	7.430	407	6.167	9.360	77.210	38.342	1.717	30.136	1.610	7.029	17.084	7.257
Sección 13	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Jaaginema metaphyticum</i>	3.560	53	78	0	0	0	16	6	0	0	13	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	14.426	687	8.447	94	120	376	5.195
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	0	123	21.497	65	13	0	0
<i>Heteroleibleinia pusilla</i>	5.340	7.806	13.096	24.203	121.721	3.244	220	352	99	67	190	6.215
<i>Calothrix javanica</i>	0	0	0	0	0	0	354	4.278	10	0	10	0
<i>Oedogonium inversum</i>	315	0	0	3	0	386	652	1.841	84	262	178	96
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	3.146	263	0	57	536	0	552	2.446	164	93	615	111
<i>Ulnaria acus</i>	0	0	390	1.889	1.900	1.237	450	1.163	74	1.168	443	351
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	345	2.076	15	89	353	96
<i>Amphora veneta</i>	12.460	1.614	312	18	54.774	19.372	4.088	18.530	933	4.846	1.276	2.370
<i>Complejo G.p.-G.g.</i>	89.899	31.425	2.495	8.151	6.847	1.649	216	2.509	491	611	181	692
<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i>	9.124	53	0	0	0	0	16	1.819	0	0	59	21
<i>Navicula veneta</i>	92.570	673	468	242	16.737	12.777	568	158	203	87	29	756
<i>Nitzschia amphibia</i>	0	673	156	37	97.377	40.393	5.708	24.085	3.037	4.622	7.830	23.203
Otras spp.	28.575	268	1.248	1.512	60.208	14.152	2.513	9.729	425	350	1.562	2.894

Tabla 3. (continuación)

JP												
Sección 16	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Jaaginema metaphyticum</i>	0	0	0	0	0	0	0	83	0	0	10	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	18.705	1.363	14.339	38	748	1.082	2.386
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	0	421	13.341	26	0	0	0
<i>Heteroleibleinia pusilla</i>	2.064	18.834	5.657	5.011	76.550	32.614	55	73	40	18	569	4.349
<i>Calothrix javanica</i>	0	0	0	0	0	0	82	2.743	4	48	25	0
<i>Oedogonium inversum</i>	1.032	0	0	1	0	53	389	972	34	101	143	11
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	516	318	0	12	337	1.439	479	766	65	740	236	12
<i>Ulnaria acus</i>	0	0	43	391	1.195	480	72	316	29	170	1.310	10
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	47	552	6	26	21	0
<i>Amphora veneta</i>	9.288	1.321	32	4	34.447	1.918	2.787	12.152	371	481	1.641	66
Complejo G.p.-G.g.	28.384	10.973	995	1.688	4.306	0	315	2.559	195	15	468	15
<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i>	0	0	0	0	0	0	14	453	0	8	0	0
<i>Navicula veneta</i>	15.481	317	32	50	10.526	2.878	493	183	81	186	174	0
<i>Nitzschia amphibia</i>	2.580	0	0	8	61.240	4.796	3.451	28.052	1.208	2.742	4.371	1.965
Otras spp.	6.192	580	309	313	37.865	5.605	854	5.143	169	741	902	578

JC												
Sección 1	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	834	0	0	2.791	1.229	0	55.662	82	0	49	49	0
<i>Jaaginema subtilissimum</i>	257	68	0	2.791	3.687	0	0	213	0	0	0	0
<i>Leibleinia epiphytica</i>	0	34	0	0	58.985	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptolyngbya subtilis</i>	0	0	0	27.905	98.308	0	4.095	0	0	0	0	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	2.335	21.900	110.601	6.067	0	2.679	4.350	149
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	8.388	11.116	8.194	0	204	3.129	0
<i>Heteroleibleinia pusilla</i>	321	0	0	304.169	33.179	0	10.347	102	0	0	2.162	0
<i>Heteroleibleinia rigidula</i>	449	0	0	0	3.687	0	13.112	9.851	0	0	0	0
<i>Calothrix javanica</i>	0	0	0	0	0	18	13.068	25.748	21	2.473	6.745	265
<i>Cosmarium sociale</i>	1.411	11	1.793	22.324	9.831	114	616	2.364	1.817	16.333	8.126	4.144
<i>Oedogonium inversum</i>	0	0	0	29.402	31.863	31.066	20.008	6.100	25	910	1.598	889
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	4.041	45	24.205	16.744	13.517	18.015	5.070	1.723	4	1.214	2.428	2.818
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0	0	0	0	93.393	1.198	0	0	32	149	615	0
<i>Ulnaria acus</i>	0	0	0	76.741	0	5.992	743	1.585	11.660	33.726	9.211	3.502
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	27.583	6.117	65	4.686	13.072	6.146
<i>Amphora veneta</i>	1.025	89	0	41.860	89.706	16.812	5.429	3.452	1.071	14.427	7.757	2.796
Complejo G.p.-G.g.	3.592	2.538	6.275	1.967.330	11.060	2.423	2.867	284	2.800	4.625	1.556	5.291
<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i>	0	0	0	0	0	0	5.792	4.949	16	40.986	26.615	8.014
<i>Navicula veneta</i>	11.354	23	1.793	80.926	52.841	29.959	3.381	675	13.298	4.525	657	0
<i>Nitzschia amphibia</i>	0	0	896	57.207	254.987	72.369	19.361	10.442	4.369	57.400	19.326	46.713
Otras spp.	4.554	23	2.689	354.716	110.955	37.523	78.940	19.038	2.007	17.354	25.646	10.050

Tabla 3. (continuación)

JC												
Sección 2	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	8.126	0	428	0	0	0	33.151	167	130	0	1.129	0
<i>Jaaginema subtilissimun</i>	1.161	0	0	5.832	45.080	0	237	0	0	0	0	0
<i>Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	249.592	0	163	0	0	0	0	0
<i>Leptolyngbya subtilis</i>	0	0	0	0	90.161	10.590	0	0	0	0	0	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	4.178	41.648	3.896	10.901	168	1.604	58.383	886
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	3.785	1.302	60.023	130	0	5.117	0
<i>Heteroleibleinia pusilla</i>	0	0	3.424	431.548	193.516	4.013	1.373	0	0	0	1.603	0
<i>Heteroleibleinia rigidula</i>	2.322	0	0	0	0	2.438	320	1.985	0	0	0	0
<i>Calothrix javanica</i>	0	0	0	0	0	803	33.889	77.609	389	3.853	11.044	609
<i>Cosmarium sociale</i>	4.644	2.023	1.284	3.888	4.398	5.223	1.738	10.418	9.022	7.616	104.021	3.737
<i>Oedogonium inversum</i>	0	319	0	6.238	63.487	12.237	7.982	19.947	65	1.882	1.091	934
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	18.187	425	46.226	79.701	43.981	7.321	819	2.848	0	771	2.282	1.765
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	387	0	0	0	58.275	2.031	27	0	130	0	4.756	21
<i>Ulnaria acus</i>	0	0	5.992	122.467	8.796	1.110	1.556	2.131	9.610	24.846	27.737	1.847
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	19.057	25.404	842	11.444	147.733	25.545
<i>Amphora veneta</i>	4.644	743	8.560	15.552	149.535	8.762	2.943	8.622	2.174	6.826	39.704	5.575
Complejo G.p.-G.g.	29.603	36.953	110.642	1.518.193	16.493	19.937	1.180	4.541	2.324	6.599	13.889	16.870
<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i>	0	0	0	0	0	0	4.281	54.679	1.361	4.179	179.064	9.235
<i>Navicula veneta</i>	44.888	6.602	26.109	56.374	179.222	19.679	1.027	795	17.901	1.953	2.081	936
<i>Nitzschia amphibia</i>	387	106	2.568	31.103	445.307	126.121	13.079	33.095	12.388	82.320	169.048	79.808
Otras spp.	21.671	638	8.774	105.323	277.245	25.431	14.615	34.030	10.379	16.901	55.159	33.108

Sección 4	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	6.042	1.233	580	0	0	0	12	198	32	0	0	0
<i>Jaaginema subtilissimun</i>	0	2.467	0	0	54.742	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	102.641	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptolyngbya subtilis</i>	123	1.233	0	0	13.685	3.535	16	0	0	0	0	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	1.300	16.471	8.028	4.008	353	4.710	5.222	1.139
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	10.497	5.259	30.693	2.288	0	0	0
<i>Heteroleibleinia pusilla</i>	2.098	4.934	6.961	139.186	172.437	8.241	953	0	13	0	0	0
<i>Heteroleibleinia rigidula</i>	2.466	0	0	0	0	214	288	342	77	0	0	0
<i>Calothrix javanica</i>	0	0	0	0	0	1.074	7.290	12.431	1.568	472	1.171	388
<i>Cosmarium sociale</i>	4.192	2.467	1.612	1.761	1.369	2.451	1.386	13.334	3.448	18.795	3.644	699
<i>Oedogonium inversum</i>	247	272	332	1.174	36.951	11.437	10.568	2.995	861	2.430	1.903	292
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	17.386	8.145	71.938	5.355	9.580	7.623	487	1.418	803	1.019	1.787	825
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0	0	0	0	50.636	27	55	168	90	0	828	0
<i>Ulnaria acus</i>	0	68	4.060	61.203	2.053	676	0	4.945	9.653	46.938	22.378	6.959
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	5.173	7.879	3.856	9.035	25.246	14.645
<i>Amphora veneta</i>	4.685	7.399	4.060	3.068	73.902	8.283	4.575	18.601	4.461	15.806	12.121	2.317
Complejo G.p.-G.g.	26.758	117.179	185.067	335.227	15.054	4.779	1.454	2.910	1.652	12.708	2.366	8.869
<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i>	247	2.467	95	0	0	27	6.279	18.228	3.039	7.166	5.931	5.243
<i>Navicula veneta</i>	49.198	33.304	15.083	10.563	45.162	5.030	1.711	624	10.676	3.582	214	127
<i>Nitzschia amphibia</i>	308	0	2.900	8.698	602.161	91.484	27.738	78.975	23.068	205.956	84.074	71.196
Otras spp.	16.400	12.525	5.042	35.451	57.053	18.827	22.093	28.366	6.902	16.840	16.336	12.530

Tabla 3. (continuación)

JC												
Sección 7	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	616	0	524	0	1.602	0	0	4.442	41	0	44	0
<i>Jaaginema subtilissimun</i>	0	0	0	0	24.028	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	8.009	0	84	0	0	0	0	0
<i>Leptolyngbya subtilis</i>	0	0	0	0	8.410	285	68	0	0	0	0	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	22.066	3.581	8.307	63	1.713	1.925	2.092
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	4.863	1.201	53.850	755	55	0	0
<i>Heteroleibleinia pusilla</i>	0	0	35.654	83.591	152.978	14.844	796	0	0	0	131	720
<i>Heteroleibleinia rigidula</i>	246	0	0	0	0	0	0	11.286	22	0	0	0
<i>Calothrix javanica</i>	0	0	0	0	0	0	18.812	13.321	723	945	623	45
<i>Cosmarium sociale</i>	1.972	1.594	214	989	801	361	677	7.811	1.557	4.159	666	820
<i>Oedogonium inversum</i>	616	1.195	171	481	8.810	3.449	2.218	2.649	724	4.477	891	25
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	13.680	15.937	6.557	12.860	5.607	3.032	580	2.417	443	1.497	1.990	775
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0	0	0	117	32.037	859	0	0	22	0	308	89
<i>Ulnaria acus</i>	0	0	774	78.152	1.602	11	1.072	8.268	13.396	63.079	15.077	2.752
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	3.151	13.167	733	7.885	7.609	5.354
<i>Amphora veneta</i>	8.748	3.583	4.281	495	48.056	6.077	8.703	19.169	3.294	8.769	2.548	2.921
Complejo G.p.-G.g.	50.776	152.196	168.307	206.751	2.403	1.744	1.080	1.980	2.482	9.560	907	15.089
<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i>	493	797	43	0	0	0	496	2.907	941	2.765	4.546	229
<i>Navicula veneta</i>	26.250	7.172	8.913	495	19.222	4.655	6.145	1.455	3.457	3.065	89	1.351
<i>Nitzschia amphibia</i>	492	398	472	8.408	195.827	63.185	28.211	151.125	15.964	104.523	33.330	109.669
Otras spp.	8.810	2.391	996	21.051	32.360	6.139	12.982	38.470	5.834	9.203	7.601	16.250
Sección 10	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	584	236	1.229	0	0	0	511	0	0	61	0	0
<i>Jaaginema subtilissimun</i>	97	0	0	0	14.986	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	10	153	0	0
<i>Leptolyngbya subtilis</i>	0	0	0	0	0	20.057	0	0	0	0	0	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	356	33.966	3.638	10.290	10	40.829	1.773	2.188
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	436	2.248	3.473	13.626	427	0	0
<i>Heteroleibleinia pusilla</i>	389	14.538	71.294	35.822	101.155	240.685	1.946	72	0	0	462	792
<i>Heteroleibleinia rigidula</i>	681	0	0	0	0	45.346	0	507	0	458	0	0
<i>Calothrix javanica</i>	0	0	0	0	0	0	4.342	3.085	6.486	11.270	853	54
<i>Cosmarium sociale</i>	486	236	119	0	381	1.744	462	784	2.104	6.562	394	479
<i>Oedogonium inversum</i>	97	0	0	118	544	1.067	1.387	5.548	3.393	1.682	333	238
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	3.405	1.898	604	3.142	1.124	610	360	1.952	786	552	413	614
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0	0	59	0	19.482	6.540	0	0	0	641	259	99
<i>Ulnaria acus</i>	0	0	473	7.384	1.311	436	2.104	761	5.491	4.200	4.916	1.435
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	2.301	2.031	4.473	7.633	1.434	2.055
<i>Amphora veneta</i>	1.558	3.308	426	158	23.603	27.905	5.564	8.653	4.507	25.746	2.456	6.909
Complejo G.p.-G.g.	18.190	65.006	40.564	28.244	1.873	5.668	2.197	1.061	782	3.157	1.038	1.723
<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i>	97	127	0	0	0	0	358	1.980	7.425	35.824	135	140
<i>Navicula veneta</i>	17.023	3.428	1.129	79	5.994	18.313	1.397	1.372	8.005	26.714	225	933
<i>Nitzschia amphibia</i>	0	316	0	315	75.304	96.361	82.455	51.133	16.720	195.573	12.717	85.113
Otras spp.	2.335	748	4.668	2.791	10.412	28.089	16.183	11.512	14.078	29.971	3.707	7.642

Tabla 3. (continuación)

JC												
Sección 13	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	779	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Jaaginema subtilissimun</i>	433	0	0	0	30.027	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leibleinia epiphytica</i>	606	0	0	0	0	0	0	0	0	317	0	0
<i>Leptolyngbya subtilis</i>	0	0	0	0	0	3.922	0	0	0	0	0	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	33.536	15.974	4.416	9.033	8.768	1.546	988
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	0	2.089	3.760	1.346	0	2.379	0
<i>Heteroleibleinia pusilla</i>	0	271	12.159	30.875	121.218	185.136	1.277	0	92	0	1.149	4.355
<i>Heteroleibleinia rigidula</i>	519	0	0	0	0	16.474	111	16	28	1.057	0	0
<i>Calothrix javanica</i>	0	0	0	0	0	0	3.287	2.664	13.129	14.923	562	17
<i>Cosmarium sociale</i>	692	0	0	62	0	392	0	32	1.200	1.680	958	99
<i>Oedogonium inversum</i>	0	60	0	62	0	275	5.839	2.408	3.308	2.458	628	34
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	1.558	211	14	248	5.560	720	2.732	664	895	268	469	382
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0	0	0	0	2.224	4.707	0	0	6	9	969	0
<i>Ulnaria acus</i>	0	30	35	992	0	171	1.014	224	1.381	8.520	4.334	369
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	1.902	840	2.519	2.018	908	66
<i>Amphora veneta</i>	6.060	481	14	124	10.009	14.905	20.022	9.057	1.451	24.355	13.825	782
Complejo G.p.-G.g.	19.995	19.589	1.346	2.639	0	784	1.896	568	285	3.079	3.140	87
<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i>	260	0	0	0	0	0	99	240	3.437	15.548	441	17
<i>Navicula veneta</i>	24.147	452	124	0	1.112	22.357	1.406	208	3.315	3.399	492	342
<i>Nitzschia amphibia</i>	173	90	0	124	48.376	60.797	42.345	14.502	12.932	72.395	46.788	10.553
Otras spp.	5.454	135	376	465	3.337	9.563	25.141	2.776	8.785	14.854	8.359	2.103
Sección 16	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	1.299	0	40	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Jaaginema subtilissimun</i>	0	0	0	0	44.027	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptolyngbya subtilis</i>	300	0	0	0	0	262	0	0	0	0	0	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	29.380	2.358	4.459	6.489	15.135	38	1.857
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	0	0	244	967	0	0	0
<i>Heteroleibleinia pusilla</i>	0	1.250	8.664	14.079	219.565	51.632	224	0	66	1.466	897	3.655
<i>Heteroleibleinia rigidula</i>	500	0	0	0	0	29.092	0	511	20	13	0	0
<i>Calothrix javanica</i>	400	0	0	0	0	0	82	199	9.431	7.557	23	0
<i>Cosmarium sociale</i>	1.798	0	50	28	133	262	0	74	862	213	46	220
<i>Oedogonium inversum</i>	200	0	50	28	398	52	392	359	2.376	2.469	178	0
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	2.298	117	632	113	3.431	155	987	251	643	1.140	68	56
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	100	0	0	0	3.431	1.573	21	0	4	170	83	39
<i>Ulnaria acus</i>	0	0	30	452	1.715	34	64	105	992	1.178	1.349	2.257
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	1	540	1.810	2.393	169	606
<i>Amphora veneta</i>	17.282	385	424	57	3.431	1.048	6.486	920	1.042	1.906	2.541	787
Complejo G.p.-G.g.	49.951	5.267	722	1.203	2.859	524	473	44	204	517	148	124
<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i>	1.399	0	30	0	0	0	0	79	2.469	5.262	32	78
<i>Navicula veneta</i>	77.025	83	2.058	0	5.718	4.456	1.687	440	2.381	3.571	1.188	215
<i>Nitzschia amphibia</i>	400	0	160	57	13.723	13.105	8.356	6.682	9.290	56.287	13.866	9.477
Otras spp.	7.594	34	380	212	2.619	3.797	1.697	1.279	6.311	12.539	1.400	2.855

Tabla 4: Especies del fitoperifiton sobre junco con mayor aporte al biovolumen tota
Biovolumen de los taxa que representaron 10% o más del biovolumen total en algún sitio, sección y fecha
(x10⁶ µm³/cm² sustrato)

JP												
Sección 1	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Microcystis aeruginosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Jaaginema metaphyticum</i>	0	7	0	3	1	0	1	3	0	0	0	0
<i>Leibleinia inconspicua</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	11	1	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	1	47	16	110	1	1	0
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	2	85	329	6	1	0	0
<i>Nostoc paludosum</i>	0	0	0	0	0	0	589	84	0	0	0	0
<i>Coenocystis subcylindrica</i>	0	0	0	0	242	1	210	149	72	15	0	2
<i>Oedogonium inversum</i>	16	0	2	2	260	148	2	1.207	21	32	55	2
<i>Oedogonium macrandrium</i>	0	0	0	0	0	27	85	31	0	0	6	0
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	11	1	11	21	37	2	0	21	21	3	3	0
<i>Spirogyra sp. 1</i>	0	0	0	0	136	47	190	7	0	121	0	0
<i>Spirogyra puncticulata</i>	0	0	0	0	194	1.413	1.162	1.154	130	477	1.648	0
<i>Spirogyra sp. 2</i>	0	0	0	0	870	241	3.191	3.130	2.923	2.298	3.879	2.430
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0	0	0	0	152	1	0	0	0	1	0	1
<i>Ulnaria acus</i>	0	2	7	487	2	1	130	0	57	45	3	13
<i>Ulnaria ulna var. ulna fo.1</i>	0	1	8	193	2	0	10	0	0	6	0	0
<i>Ulnaria ulna var. ulna fo.2</i>	0	0	0	99	2	0	3	0	29	5	2	263
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	258	442	190	19	13	335
<i>Amphora veneta</i>	31	1	7	74	71	83	77	28	44	17	2	19
<i>Complejo G.p.-G.g.</i>	204	35	410	1.066	8	2	23	8	35	12	4	70
<i>Mastogloia elliptica var. elliptica</i>	2	0	0	0	0	2	40	219	97	8	53	108
<i>Navicula veneta</i>	53	1	5	20	12	2	8	1	10	0	0	1
<i>Nitzschia amphibia</i>	0	0	3	5	104	14	43	19	72	35	2	59
<i>Nitzschia sigmoidea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	11
Otras spp.	5	0	1	12	199	27	930	593	239	78	27	83
Sección 2	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Microcystis aeruginosa</i>	0	0	0	0	0	0	346	0	36	0	0	0
<i>Jaaginema metaphyticum</i>	0	10	0	1	0	0	0	14	0	0	0	2
<i>Leibleinia inconspicua</i>	2	0	1	0	0	0	0	0	3	7	0	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	1	7	26	30	3	2	0
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	1	75	2.458	0	1	0	0
<i>Nostoc paludosum</i>	0	0	0	0	0	0	264	8	0	3	0	0
<i>Coenocystis subcylindrica</i>	0	0	0	0	28	9	29	524	0	1	4	1
<i>Oedogonium inversum</i>	8	0	0	59	1.767	167	7	28	20	36	178	3
<i>Oedogonium macrandrium</i>	0	0	0	0	0	9	33	19	0	0	0	10
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	31	4	2	43	67	1	2	22	1	4	5	1
<i>Spirogyra puncticulata</i>	0	0	0	0	409	349	1.307	915	0	2.034	810	0
<i>Spirogyra sp. 1</i>	0	0	0	0	167	127	67	194	0	0	230	4
<i>Spirogyra sp. 2</i>	0	0	0	0	0	212	2.368	11.563	3.218	5.778	5.834	6.712
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0	0	0	0	272	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ulnaria acus</i>	0	1	20	446	7	2	30	142	65	14	53	26
<i>Ulnaria ulna var. ulna fo.1</i>	0	2	3	204	2	0	3	49	1	2	0	0
<i>Ulnaria ulna var. ulna fo.2</i>	0	0	0	110	6	0	15	0	3	0	25	109
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	157	715	26	54	221	48
<i>Amphora veneta</i>	21	7	16	204	305	6	29	295	8	29	17	23
<i>Complejo G.p.-G.g.</i>	198	179	230	1.627	70	0	16	29	3	11	17	31
<i>Mastogloia elliptica var. elliptica</i>	1	1	4	0	0	1	23	839	2	15	63	8
<i>Navicula veneta</i>	40	3	9	37	55	1	2	12	1	1	1	0
<i>Nitzschia amphibia</i>	0	2	3	40	274	22	31	109	31	54	41	117
<i>Nitzschia sigmoidea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	2	2
Otras spp.	13	6	1	98	361	29	417	1.003	128	127	264	43
Sección 4	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Microcystis aeruginosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Jaaginema metaphyticum</i>	1	13	0	6	0	0	0	4	0	0	0	0
<i>Leibleinia inconspicua</i>	4	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	4	0	90	0	1	59	0
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	1	4	1.808	1	1	0	0
<i>Nostoc paludosum</i>	0	0	0	0	0	0	38	233	0	5	0	0
<i>Coenocystis subcylindrica</i>	0	0	0	0	43	0	2	204	5	3	8	0
<i>Oedogonium inversum</i>	0	0	0	47	1.149	43	8	83	27	149	222	9
<i>Oedogonium macrandrium</i>	0	0	0	0	0	0	24	70	0	0	2	43
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	51	7	11	15	40	5	2	47	4	1	14	3
<i>Spirogyra puncticulata</i>	0	0	0	0	605	2.187	203	2.777	664	278	3.231	9
<i>Spirogyra sp. 1</i>	0	0	0	0	133	62	8	684	0	0	32	0
<i>Spirogyra sp. 2</i>	0	0	0	0	204	448	1.539	20.841	2.347	1.039	11.128	2.766
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0	0	0	0	151	0	0	2	0	1	9	0
<i>Ulnaria acus</i>	0	0	30	354	7	1	16	51	13	26	113	3
<i>Ulnaria ulna var. ulna fo.1</i>	0	3	8	84	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Ulnaria ulna var. ulna fo.2</i>	0	0	0	108	0	0	2	11	3	3	80	6
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	18	915	38	58	511	44
<i>Amphora veneta</i>	12	14	15	106	172	5	4	306	4	21	49	6
<i>Complejo G.p.-G.g.</i>	191	323	519	895	35	0	2	70	3	8	31	11
<i>Mastogloia elliptica var. elliptica</i>	1	1	0	0	0	0	13	384	6	13	72	3
<i>Navicula veneta</i>	27	5	6	20	23	2	0	4	0	2	1	1
<i>Nitzschia amphibia</i>	0	4	6	29	391	26	6	205	34	90	121	36
<i>Nitzschia sigmoidea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	8	35	4
Otras spp.	22	12	0	49	85	21	55	1.188	39	101	302	43

Tabla 4. (continuación)

JP												
Sección 7	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Microcystis aeruginosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Jaaginema metaphyticum</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leibleinia inconspicua</i>	0	3	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	3	0	4	0	0	8	1
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	0	4	1.067	0	0	0	0
<i>Nostoc paludosum</i>	0	0	0	0	0	0	25	8	0	0	0	0
<i>Coenocystis subcylindrica</i>	0	0	0	0	91	0	10	188	0	0	19	0
<i>Oedogonium inversum</i>	11	0	4	0	108	15	44	90	19	26	143	8
<i>Oedogonium macrandrium</i>	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	1
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	43	22	7	489	19	1	4	54	1	4	8	3
<i>Spirogyra puncticulata</i>	0	0	0	0	233	1.662	60	1.043	158	173	1.160	4
<i>Spirogyra</i> sp. 1	105	0	0	0	21	55	4	134	0	0	212	0
<i>Spirogyra</i> sp. 2	0	0	0	0	52	17	2.177	8.074	664	1.033	2.549	106
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0	0	0	8	51	0	0	0	0	0	4	0
<i>Ulnaria acus</i>	0	2	5	48	0	0	14	19	9	2	58	0
<i>Ulnaria ulna</i> var. <i>ulna</i> fo.1	0	0	0	46	0	0	1	15	1	0	0	0
<i>Ulnaria ulna</i> var. <i>ulna</i> fo.2	0	4	2	0	1	0	4	16	0	0	11	0
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	13	352	4	74	80	3
<i>Amphora veneta</i>	19	12	4	142	150	4	6	193	1	11	47	4
Complejo G.p.-G.g.	349	485	189	563	15	1	2	19	3	12	10	1
<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i>	1	2	0	1	0	0	1	96	1	8	57	0
<i>Navicula veneta</i>	21	20	1	36	24	1	1	1	0	1	0	1
<i>Nitzschia amphibia</i>	0	5	1	153	270	37	16	123	10	109	60	43
<i>Nitzschia sigmoidea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	30	17
Otras spp.	13	3	0	63	46	26	49	373	6	18	242	9
Sección 10	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Microcystis aeruginosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Jaaginema metaphyticum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leibleinia inconspicua</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	3
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	30	1	14	0	1	15	4
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	0	0	112	0	2	0	0
<i>Nostoc paludosum</i>	0	0	0	0	0	0	1	14	0	3	0	0
<i>Coenocystis subcylindrica</i>	0	0	0	0	4	0	0	5	0	0	7	1
<i>Oedogonium inversum</i>	9	0	0	9	2	1	37	134	6	37	23	2
<i>Oedogonium macrandrium</i>	0	0	0	0	0	0	12	15	0	0	0	1
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	10	3	1	33	8	2	2	5	0	2	2	0
<i>Spirogyra puncticulata</i>	0	0	0	0	28	57	132	616	46	226	30	10
<i>Spirogyra</i> sp. 1	0	0	0	0	5	7	0	17	0	0	28	0
<i>Spirogyra</i> sp. 2	0	0	0	0	41	27	734	4.891	238	799	21	0
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0	0	0	0	44	15	0	0	0	0	5	0
<i>Ulnaria acus</i>	0	0	2	23	9	0	2	12	4	5	156	1
<i>Ulnaria ulna</i> var. <i>ulna</i> fo.1	0	1	0	13	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Ulnaria ulna</i> var. <i>ulna</i> fo.2	0	0	0	26	0	0	0	0	0	0	4	0
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	1	41	2	8	56	5
<i>Amphora veneta</i>	18	8	1	1	143	68	5	46	1	28	10	7
Complejo G.p.-G.g.	156	130	61	110	7	2	1	5	1	5	3	1
<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i>	3	1	0	0	0	0	0	17	0	0	11	0
<i>Navicula veneta</i>	17	2	1	1	4	13	0	1	0	0	0	0
<i>Nitzschia amphibia</i>	0	1	0	2	148	94	3	69	6	54	67	22
<i>Nitzschia sigmoidea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	15	4
Otras spp.	13	5	1	2	43	21	4	79	3	30	52	8
Sección 13	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Microcystis aeruginosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Jaaginema metaphyticum</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leibleinia inconspicua</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	9	1	9	0	0	1	8
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	0	0	64	0	0	0	0
<i>Nostoc paludosum</i>	0	0	0	0	0	0	8	3	0	0	0	0
<i>Coenocystis subcylindrica</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Oedogonium inversum</i>	9	0	0	0	0	9	27	51	1	5	6	1
<i>Oedogonium macrandrium</i>	0	0	0	0	0	0	2	89	0	0	0	0
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	7	1	0	0	2	0	1	6	0	0	2	0
<i>Spirogyra puncticulata</i>	0	0	0	0	7	229	28	15	17	0	4	0
<i>Spirogyra</i> sp. 1	88	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0
<i>Spirogyra</i> sp. 2	0	0	0	0	0	67	195	2.567	23	16	17	0
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0	0	0	0	31	13	0	0	0	0	0	0
<i>Ulnaria acus</i>	0	0	1	6	6	4	1	4	0	4	1	1
<i>Ulnaria ulna</i> var. <i>ulna</i> fo.1	0	0	0	1	2	0	0	2	0	0	0	0
<i>Ulnaria ulna</i> var. <i>ulna</i> fo.2	0	0	0	8	5	3	1	0	0	0	0	0
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	3	19	0	1	3	1
<i>Amphora veneta</i>	20	2	1	0	83	27	7	34	2	9	2	4
Complejo G.p.-G.g.	176	64	5	20	12	1	0	5	1	1	0	1
<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i>	33	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0
<i>Navicula veneta</i>	52	0	0	0	8	6	0	0	0	0	0	0
<i>Nitzschia amphibia</i>	0	0	0	0	62	26	4	15	2	3	5	15
<i>Nitzschia sigmoidea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	7
Otras spp.	54	0	0	1	26	10	12	84	0	1	3	2

Tabla 4. (continuación)

JP												
Sección 16	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Microcystis aeruginosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0
<i>Jaaginema metaphyticum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leibleinia inconspicua</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	17	1	19	0	2	1	3
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	0	0	54	0	0	0	0
<i>Nostoc paludosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0
<i>Coenocystis subcylindrica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oedogonium inversum</i>	30	0	0	0	0	0	5	23	0	2	2	0
<i>Oedogonium macrandrium</i>	0	0	0	0	0	0	4	3	0	1	0	0
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	1	1	0	0	1	2	1	2	0	2	1	0
<i>Spirogyra puncticulata</i>	0	0	0	0	3	124	159	763	3	0	4	0
<i>Spirogyra sp. 1</i>	0	0	0	0	0	3	0	11	0	0	3	0
<i>Spirogyra sp. 2</i>	0	0	0	0	0	149	231	2.087	4	0	5	1
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0	0	0	0	16	4	0	0	0	0	0	0
<i>Ulnaria acus</i>	0	0	0	1	3	1	0	1	0	1	4	0
<i>Ulnaria ulna var. ulna fo.1</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ulnaria ulna var. ulna fo.2</i>	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0
<i>Amphora veneta</i>	14	2	0	0	42	3	5	22	0	1	3	0
Complejo G.p.-G.g.	59	23	2	3	6	0	0	2	0	0	1	0
<i>Mastogloia elliptica var. elliptica</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Navicula veneta</i>	9	0	0	0	4	2	0	0	0	0	0	0
<i>Nitzschia amphibia</i>	2	0	0	0	31	3	2	18	0	2	3	1
<i>Nitzschia sigmoidea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1
Otras spp.	10	0	0	0	13	2	1	26	0	1	1	0

JC												
Sección 1	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	2	0	0	8	4	0	165	0	0	0	0	0
<i>Chroococcus dispersus</i>	9	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Jaaginema subtilissimum</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	1	5	2	7	0	6	6	0
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	2	9	25	0	0	8	0
<i>Oedogonium inversum</i>	0	0	0	863	621	803	197	171	0	75	34	21
<i>Oedogonium macrandrium</i>	0	0	0	0	0	0	73	7	0	0	1	5
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	9	0	54	44	41	29	25	19	0	4	10	8
<i>Mougeotia virescens</i>	0	0	0	0	2	13	3	1	3	48	125	1
<i>Spirogyra puncticulata</i>	0	0	0	0	39	88	37	716	0	215	815	0
<i>Spirogyra sp. 2</i>	0	0	0	0	346	597	1.073	448	0	4.415	8.977	598
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0	0	0	0	246	3	0	0	0	0	2	0
<i>Ulnaria acus</i>	0	0	0	231	0	18	2	5	35	102	28	11
<i>Ulnaria ulna var. ulna fo. 2</i>	0	0	0	444	15	0	0	0	0	6	7	6
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	256	57	1	44	121	57
<i>Amphora veneta</i>	2	0	0	66	138	26	9	6	1	25	13	4
Complejo G.p.-G.g.	6	5	16	3.814	11	1	2	0	5	9	3	10
<i>Mastogloia elliptica var. elliptica</i>	0	0	0	0	0	0	21	18	0	147	96	29
<i>Navicula veneta</i>	5	0	1	39	26	16	2	0	5	2	0	0
<i>Nitzschia amphibia</i>	0	0	1	37	163	46	12	7	3	37	12	30
<i>Nitzschia sigmoidea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	1
Otras spp.	2	0	2	793	418	40	244	75	12	91	259	69

Sección 2	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	24	0	1	0	0	0	98	0	0	0	3	0
<i>Chroococcus dispersus</i>	28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Jaaginema subtilissimum</i>	0	0	0	2	55	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	1	16	1	16	0	4	96	1
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	4	2	271	0	0	21	0
<i>Oedogonium inversum</i>	0	9	0	183	2.238	358	95	718	1	72	26	33
<i>Oedogonium macrandrium</i>	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	82
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	40	1	103	211	69	13	1	10	0	2	10	4
<i>Mougeotia virescens</i>	20	0	22	0	37	1	5	4	58	147	69	2
<i>Spirogyra puncticulata</i>	0	0	0	0	52	2.289	143	460	30	423	298	0
<i>Spirogyra sp. 2</i>	0	0	0	0	0	336	2.608	1.085	289	2.519	11.181	953
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	1	0	0	0	154	5	0	0	0	0	13	0
<i>Ulnaria acus</i>	0	0	18	369	27	3	5	6	29	75	84	6
<i>Ulnaria ulna var. ulna fo. 2</i>	0	0	0	83	27	0	2	0	0	7	38	9
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	177	236	8	106	1.373	237
<i>Amphora veneta</i>	8	1	15	25	234	12	5	16	3	11	66	9
Complejo G.p.-G.g.	42	73	230	3.228	17	8	1	9	5	12	33	35
<i>Mastogloia elliptica var. elliptica</i>	0	0	0	0	0	0	15	196	5	15	643	33
<i>Navicula veneta</i>	20	4	14	25	85	9	1	0	8	1	1	0
<i>Nitzschia amphibia</i>	0	0	2	20	285	81	8	21	8	53	108	51
<i>Nitzschia sigmoidea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	19	11
Otras spp.	17	4	6	219	505	160	92	319	377	73	338	134

Tabla 4. (continuación)

JC												
Sección 4	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	18	4	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Chroococcus dispersus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Jaaginema subtilissimum</i>	0	1	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	10	5	9	0	18	9	1
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	7	7	165	5	0	0	0
<i>Oedogonium inversum</i>	19	15	24	86	699	254	305	67	21	149	41	6
<i>Oedogonium macrandricum</i>	0	0	0	0	0	26	10	7	0	0	0	36
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	56	33	530	48	16	13	1	4	2	2	7	2
<i>Mougeotia virescens</i>	15	16	2	0	2	6	1	2	8	23	35	1
<i>Spirogyra puncticulata</i>	0	0	0	0	225	4.281	151	412	106	975	488	0
<i>Spirogyra sp. 2</i>	0	0	0	0	0	50	902	4.811	1.003	5.160	2.596	1.070
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0	0	0	0	133	0	0	0	0	0	2	0
<i>Ulnaria acus</i>	0	0	12	184	6	2	0	15	29	141	67	21
<i>Ulnaria ulna var. ulna fo. 2</i>	0	0	7	84	50	0	0	0	0	1	9	13
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	48	73	36	84	235	136
<i>Amphora veneta</i>	7	13	7	6	112	11	8	33	7	29	22	4
Complejo G.p.-G.g.	52	237	391	715	15	2	1	4	3	16	5	18
<i>Mastogloia elliptica var. elliptica</i>	1	9	0	0	0	0	23	65	11	26	21	19
<i>Navicula veneta</i>	25	18	7	5	22	3	1	0	6	2	0	0
<i>Nitzschia amphibia</i>	0	0	2	6	385	59	18	51	15	132	54	46
<i>Nitzschia sigmaidea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	8	3	12	10
Otras spp.	17	10	7	74	273	170	150	344	1.065	235	118	28
Sección 7	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	2	0	2	0	5	0	0	13	0	0	0	0
<i>Chroococcus dispersus</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0
<i>Jaaginema subtilissimum</i>	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	17	3	9	0	4	3	2
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	1	6	159	2	0	0	0
<i>Oedogonium inversum</i>	18	35	5	14	171	48	68	89	21	169	13	1
<i>Oedogonium macrandricum</i>	0	0	0	0	0	13	34	0	0	0	13	8
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	30	35	15	34	8	5	1	5	1	4	9	2
<i>Mougeotia virescens</i>	13	20	1	0	2	2	2	3	6	6	16	0
<i>Spirogyra puncticulata</i>	0	0	0	0	48	758	142	1.101	188	1.249	695	0
<i>Spirogyra sp. 2</i>	0	0	0	0	0	206	453	2.270	1.880	2.073	2.621	334
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0	0	0	0	84	2	0	0	0	0	1	0
<i>Ulnaria acus</i>	0	0	2	235	5	0	3	25	40	190	45	8
<i>Ulnaria ulna var. ulna fo. 2</i>	0	0	3	100	5	0	1	6	0	0	9	1
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	29	122	7	73	71	50
<i>Amphora veneta</i>	12	5	8	1	72	9	14	34	6	15	5	5
Complejo G.p.-G.g.	100	314	346	472	2	1	1	2	4	15	2	30
<i>Mastogloia elliptica var. elliptica</i>	2	3	0	0	0	0	2	10	3	10	16	1
<i>Navicula veneta</i>	14	4	5	0	11	2	3	1	2	1	0	1
<i>Nitzschia amphibia</i>	0	0	0	5	125	40	18	97	10	67	21	70
<i>Nitzschia sigmaidea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	16	9	39
Otras spp.	10	2	1	22	51	15	89	279	1.936	58	37	21
Sección 10	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	2	1	4	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>Chroococcus dispersus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Jaaginema subtilissimum</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	29	5	21	0	65	5	3
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	0	15	12	132	1	0	0
<i>Oedogonium inversum</i>	3	0	0	3	22	25	52	187	224	68	11	4
<i>Oedogonium macrandricum</i>	0	0	0	0	0	1	42	0	0	9	0	0
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	8	4	1	8	2	1	1	4	5	2	2	1
<i>Mougeotia virescens</i>	3	1	0	0	0	0	1	2	0	1	6	0
<i>Spirogyra puncticulata</i>	0	0	0	0	0	73	1.062	455	110	4	71	0
<i>Spirogyra sp. 2</i>	0	0	0	0	41	88	2.614	604	169	39	95	77
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0	0	0	0	51	17	0	0	0	2	1	0
<i>Ulnaria acus</i>	0	0	1	22	4	1	6	2	17	13	15	4
<i>Ulnaria ulna var. ulna fo. 2</i>	0	0	0	6	18	0	1	0	0	1	1	2
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	21	19	42	71	13	19
<i>Amphora veneta</i>	2	4	1	0	36	40	9	15	8	47	4	12
Complejo G.p.-G.g.	36	136	88	64	2	3	2	2	1	6	2	3
<i>Mastogloia elliptica var. elliptica</i>	0	0	0	0	0	0	1	7	27	129	0	1
<i>Navicula veneta</i>	9	2	1	0	3	10	1	1	4	14	0	0
<i>Nitzschia amphibia</i>	0	0	0	0	48	62	53	33	11	125	8	54
<i>Nitzschia sigmaidea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3	19	3	23
Otras spp.	2	1	3	6	11	91	53	45	403	136	16	18

Tabla 4. (continuación)

JC												
Sección 13	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chroococcus dispersus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Jaaginema subtilissimum</i>	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	2	24	4	17	11	2	1
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	0	4	9	3	0	2	0
<i>Oedogonium inversum</i>	0	2	0	2	0	5	2	55	91	70	14	0
<i>Oedogonium macrandricum</i>	0	0	0	0	0	1	886	5	0	0	0	0
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	3	0	0	1	15	2	5	1	2	1	2	1
<i>Mougeotia virescens</i>	6	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	0
<i>Spirogyra puncticulata</i>	0	0	0	0	0	72	365	84	941	10	0	0
<i>Spirogyra sp. 2</i>	0	0	0	0	0	6	2.202	440	122	344	116	10
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0	0	0	0	6	12	0	0	0	0	3	0
<i>Ulnaria acus</i>	0	0	0	3	0	1	3	1	4	26	13	1
<i>Ulnaria ulna</i> var. <i>ulna</i> fo. 2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	18	8	23	19	8	1
<i>Amphora veneta</i>	9	1	0	0	16	22	35	16	3	45	25	1
Complejo G.p.-G.g.	42	39	14	6	0	0	4	1	1	6	6	0
<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	12	56	2	0
<i>Navicula veneta</i>	13	0	0	0	1	11	1	0	2	2	0	0
<i>Nitzschia amphibia</i>	0	0	0	0	31	39	27	9	8	46	30	7
<i>Nitzschia sigmaidea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	14	2
Otras spp.	4	0	0	2	2	20	90	23	1.152	57	10	3
Sección 16	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chroococcus dispersus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Jaaginema subtilissimum</i>	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i>	0	0	0	0	0	21	3	6	4	11	0	2
<i>Heteroleibleinia mesotricha</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Oedogonium inversum</i>	6	0	0	0	11	2	8	7	21	0	0	0
<i>Oedogonium macrandricum</i>	0	0	0	0	0	0	2	5	0	0	0	0
<i>Oedogonium aff. sphaerandrum</i>	5	0	0	0	6	0	3	1	1	0	0	0
<i>Mougeotia virescens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Spirogyra puncticulata</i>	0	0	0	0	0	20	70	52	221	6	12	0
<i>Spirogyra sp. 2</i>	0	0	0	0	0	0	14	81	29	18	41	0
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0	0	0	0	9	4	0	0	0	0	0	0
<i>Ulnaria acus</i>	0	0	0	0	5	0	0	0	1	4	4	7
<i>Ulnaria ulna</i> var. <i>ulna</i> fo. 2	0	0	0	0	7	1	0	0	0	0	0	2
<i>Rhopalodia gibba</i>	0	0	0	0	0	0	0	5	6	22	2	6
<i>Amphora veneta</i>	27	1	0	0	5	2	11	2	1	3	5	1
Complejo G.p.-G.g.	100	11	3	1	5	1	0	0	0	1	0	0
<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i>	5	0	0	0	0	0	0	0	3	19	0	0
<i>Navicula veneta</i>	41	0	0	0	3	2	1	0	0	2	1	0
<i>Nitzschia amphibia</i>	0	0	0	0	9	8	5	4	2	36	9	6
<i>Nitzschia sigmaidea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	1	2
Otras spp.	6	0	0	0	5	5	1	4	271	41	4	4

Tabla 5: Clorofila *a* activa del epifiton sobre macrófitas sumergidas
Concentraciones en $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ de sustrato

Epifiton sobre <i>Stuckenia striata</i>									
Sitio	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
JP	8,0	2,7	1,7	15,4	6,2	0	0	0,3	1,5
JC	2,0	3,2	1,5	10,1	3,9	0	0	0	2,0
ALe	8,0	2,7	0,7	3,6	4,4	32,8	12,9	0	1,9
ALr	19,3	2,3	3,1	2,7	4,0	28,9	0	0	3,6
Epifiton sobre <i>Myriophyllum quitense</i>									
ALe	----	0,3	1,6	6,7	0,5	0,6	0,9	0,4	2,2
ALr	----	0,3	0,5	2,0	0,6	1,1	0,4	0,8	4,3

Tabla 6 : Resultados de Análisis de Similitudes (ANOSIM)

pg. 1 de 10

Coefficientes R, **rojos**: estadísticos fuertemente significativos; **en negrita**: débilmente significativos

ANOSIM 1																																																							
Diferencias entre sitios, variables descriptoras del epifiton promedio.																																																							
Valores promedio de los perfiles de JP y JC.																																																							
Variables: <i>Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Biovolumen por individuo, Clorofila a activa</i>																																																							
<i>Indice de pigmentos</i>																																																							
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada																																																							
Con estandarización																																																							
Transformación: ninguna o log ₁₀ (x+1)																																																							
Análisis de una vía. Factor: sitio.																																																							
Test global																																																							
Estadístico de muestra (R global)					-0,06																																																		
Nivel de significación del estadístico de muestra					96%																																																		
Número de permutaciones					999																																																		
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					961																																																		
ANOSIM 2																																																							
Diferencias entre sitios J, variables descriptoras del epifiton en el perfil																																																							
Valores de cada una de las secciones de los perfiles de JP y JC. Se excluyeron los de la sección S16																																																							
Variables: <i>Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Indice de pigmentos</i>																																																							
<i>Indice de diversidad Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado</i>																																																							
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada																																																							
Con estandarización																																																							
Transformación: ninguna o log ₁₀ (x+1)																																																							
Análisis de una vía. Factor: sitio.																																																							
Test global																																																							
Estadístico de muestra (R global)					0,00																																																		
Nivel de significación del estadístico de muestra					26%																																																		
Número de permutaciones					999																																																		
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					260																																																		
ANOSIM 3																																																							
Diferencias entre secciones de junco, variables descriptoras del epifiton en el perfil																																																							
Valores de cada una de las secciones de los perfiles de JP y JC. Se excluyeron los de la sección S16																																																							
Variables: <i>Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Indice de pigmentos</i>																																																							
<i>Indice de diversidad Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado</i>																																																							
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada																																																							
Con estandarización																																																							
Transformación: ninguna o log ₁₀ (x+1)																																																							
Análisis de una vía. Factor: Sección de junco																																																							
Test global																																																							
Estadístico de muestra (R global)					0,10																																																		
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%																																																		
Número de permutaciones					999																																																		
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0																																																		
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nº permutaciones efectuadas	Nº de R>= al observado																																																		
S1 - S2	-0,011	63,5	Muchas	999	634																																																		
S1 - S4	0,013	19,8	Muchas	999	197																																																		
S1 - S7	0,053	3	Muchas	999	29																																																		
S1 - S10	0,114	0,2	Muchas	999	1																																																		
S1 - S13	0,101	0,3	Muchas	999	2																																																		
S2 - S4	-0,031	97,5	Muchas	999	974																																																		
S2 - S7	0,056	4,2	Muchas	999	41																																																		
S2 - S10	0,201	0,1	Muchas	999	0																																																		
S2 - S13	0,222	0,1	Muchas	999	0																																																		
S4 - S7	0,023	15,3	Muchas	999	152																																																		
S4 - S10	0,201	0,1	Muchas	999	0																																																		
S4 - S13	0,253	0,1	Muchas	999	0																																																		
S7 - S10	0,061	2,8	Muchas	999	27																																																		
S7 - S13	0,161	0,1	Muchas	999	0																																																		
S10 - S13	0,024	14	Muchas	999	139																																																		
<table><tr><td>Sección</td><td>S1</td><td>S2</td><td>S4</td><td>S7</td><td>S10</td><td>S13</td></tr><tr><td>S1</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr><tr><td>S2</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr><tr><td>S4</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr><tr><td>S7</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr><tr><td>S10</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr><tr><td>S13</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr></table>							Sección	S1	S2	S4	S7	S10	S13	S1							S2							S4							S7							S10							S13						
Sección	S1	S2	S4	S7	S10	S13																																																	
S1																																																							
S2																																																							
S4																																																							
S7																																																							
S10																																																							
S13																																																							
Gráfico comparativo																																																							
Casillas azules: pares de secciones con R < 0,1.																																																							
Casillas rojas: pares de secciones con R > 0,1																																																							

Tabla 6. (continuación)

pg. 2 de 10

ANOSIM 4	
Diferencias entre sitios, composición específica del epifiton, sección 2, densidad de individuos.	
Valores de la sección 2 de JP y JC.	
<u>Variable:</u> Densidad de especies que comprendieron 10% o más de la abundancia total en algún sitio y/o fecha	
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Coeficiente de Bray-Curtis	
Sin estandarización	
Transformación: raíz cuarta	
Análisis de una vía. Factor: sitio.	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	-0,07
Nivel de significación del estadístico de muestra	92%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	920
ANOSIM 5	
Diferencias entre sitios, composición específica del epifiton, sección 13, densidad de individuos.	
Valores de la sección 13 de JP y JC. Se excluyó la muestra JC julio (outlier)	
<u>Variable:</u> Densidad de especies que comprendieron 10% o más de la abundancia total en algún sitio y/o fecha	
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Coeficiente de Bray-Curtis	
Sin estandarización	
Transformación: raíz cuarta	
Análisis de una vía. Factor: sitio.	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	-0,04
Nivel de significación del estadístico de muestra	68%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	675
ANOSIM 6	
Diferencias entre sitios, composición específica del epifiton, sección 2, biovolumen	
Valores de la sección 2 de JP y JC.	
<u>Variable:</u> Biovolumen de especies que comprendieron 5% o más de la abundancia total en algún sitio y/o fecha	
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Coeficiente de Bray-Curtis	
Sin estandarización	
Transformación: raíz cuarta	
Análisis de una vía. Factor: sitio.	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	-0,04
Nivel de significación del estadístico de muestra	70%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	702
ANOSIM 7	
Diferencias entre sitios, composición específica del epifiton, sección 13, biovolumen	
Valores de la sección 13 de JP y JC. Se excluyó la muestra JC julio (outlier)	
<u>Variable:</u> Biovolumen de especies que comprendieron 5% o más de la abundancia total en algún sitio y/o fecha	
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Coeficiente de Bray-Curtis	
Sin estandarización	
Transformación: raíz cuarta	
Análisis de una vía. Factor: sitio.	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	-0,08
Nivel de significación del estadístico de muestra	98%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	978
ANOSIM 8	
Diferencias entre secciones S2 y S13, densidad de especies más abundantes	
<u>Variable utilizada:</u> Densidad de las especies más abundantes en JP y JC de secciones S2 y S13	
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Índice de Bray Curtis	
Sin estandarización	
Transformación: raíz cuarta	
Análisis de una vía. Factor: Sección	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,24
Nivel de significación del estadístico de muestra	0,1%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	0

Tabla 6. (continuación)

pg. 3 de 10

pg. 5 de 10

ANOSIM 9					
Diferencias entre secciones S2 y S13, biovolumen de taxa con mayores aportes al biovolumen total					
Variable utilizada: <i>Biovolumen de las especies en JP y JC de secciones S2 y S13</i>					
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Índice de Bray Curtis					
Sin estandarización					
Transformación: raíz cuarta					
Análisis de una vía. Factor: Sección					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,30
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0
ANOSIM 10					
Diferencias entre fases contrastantes, variables descriptoras del epifiton promedio					
Valores promedio de los perfiles de JP y JC.					
Variables: <i>Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Biovolumen por individuo, Clorofila a activa</i>					
<i>Índice de pigmentos</i>					
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$					
Análisis de una vía. Factor: sitio.					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,68
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0
ANOSIM 11					
Diferencias fases contrastantes, variables descriptoras del epifiton promedio					
Valores promedio de los perfiles de JP y JC. Se excluyeron los valores de octubre y noviembre (outliers)					
Variables utilizadas: <i>Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Biovolumen por individuo, Clorofila a activa, Índice de pigmentos</i>					
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$					
Análisis de una vía. Factor: sitio.					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,89
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0
ANOSIM 12					
Diferencias entre períodos 1, 2 y 3, variables descriptoras del epifiton promedio					
Valores promedio de los perfiles de JP y JC. Se excluyeron los valores de octubre y noviembre					
Variables utilizadas: <i>Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Biovolumen por individuo, Clorofila a activa, Índice de pigmentos</i>					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$					
Análisis de una vía. Factor: período					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,80
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nº permutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
1 - 2	0,757	0,2	462	462	1
1 - 3	0,879	0,2	3003	999	1
2 - 3	0,031	29,2	3003	999	299

Tabla 6. (continuación)

pg. 4 de 10

ANOSIM 13					
Diferencias entre períodos 1, 2 y 3					
Valores promedio de los perfiles de JP y JC. Se excluyeron los valores de octubre, noviembre y junio					
<i>Variables utilizadas: Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Biovolumen por individuo, Clorofila a activa, Índice de pigmentos</i>					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$					
Análisis de una vía. Factor: período					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,49
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nº permutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
1 - 2	0,741	0,2	462	462	1
1 - 3	0,781	0,2	462	462	1
2 - 3	0,006	38,5	462	462	178
ANOSIM 14					
Diferencias entre períodos 1, 2 y 3					
Valores promedio de los perfiles de JP y JC. Se excluyeron los valores de octubre, noviembre y marzo					
<i>Variables utilizadas: Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Biovolumen por individuo, Clorofila a activa, Índice de pigmentos</i>					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$					
Análisis de una vía. Factor: período					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,55
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nº permutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
1 - 2	0,754	0,2	462	462	1
1 - 3	0,857	0,2	462	462	1
2 - 3	0,159	9,3	462	462	43
ANOSIM 15					
Diferencias fases contrastantes, variables descriptoras del epifiton sección 1					
Valores de la sección 1 de JP y JC. Todas las fechas					
<i>Variables utilizadas: Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Índice de pigmentos, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado</i>					
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$					
Análisis de una vía. Factor: fases					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,77
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0
ANOSIM 16					
Diferencias fases contrastantes, variables descriptoras del epifiton sección 2					
Valores de la sección 2 de JP y JC. Todas las fechas					
<i>Variables utilizadas: Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Índice de pigmentos, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado</i>					
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$					
Análisis de una vía. Factor: fases					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,78
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0

Tabla 6. (continuación)

pg. 5 de 10

ANOSIM 17	
Diferencias fases contrastantes, variables descriptoras del epifiton sección 4	
Valores de la sección 4 de JP y JC. Todas las fechas	
<i>Variables utilizadas:</i> Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Índice de pigmentos, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado	
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada	
Con estandarización	
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$	
Análisis de una vía. Factor: fases	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,74
Nivel de significación del estadístico de muestra	0,1%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	0
ANOSIM 18	
Diferencias fases contrastantes, variables descriptoras del epifiton sección 7	
Valores de la sección 7 de JP y JC. Todas las fechas	
<i>Variables utilizadas:</i> Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Índice de pigmentos, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado	
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada	
Con estandarización	
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$	
Análisis de una vía. Factor: fases	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,67
Nivel de significación del estadístico de muestra	0,1%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	0
ANOSIM 19	
Diferencias fases contrastantes, variables descriptoras del epifiton sección 10	
Valores de la sección 10 de JP y JC. Todas las fechas	
<i>Variables utilizadas:</i> Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Índice de pigmentos, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado	
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada	
Con estandarización	
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$	
Análisis de una vía. Factor: fases	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,42
Nivel de significación del estadístico de muestra	0,1%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	0
ANOSIM 20	
Diferencias fases contrastantes, variables descriptoras del epifiton sección 13	
Valores de la sección 13 de JP y JC. Todas las fechas con excepción de JC julio (outlier)	
<i>Variables utilizadas:</i> Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Índice de pigmentos, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado	
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada	
Con estandarización	
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$	
Análisis de una vía. Factor: fases	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,37
Nivel de significación del estadístico de muestra	0,9%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	10
ANOSIM 21	
Diferencias fases contrastantes, variables descriptoras del epifiton sección 16	
Valores de la sección 16 de JP y JC. Todas las fechas.	
<i>Variables utilizadas:</i> Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado	
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada	
Con estandarización	
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$	
Análisis de una vía. Factor: fases	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,48
Nivel de significación del estadístico de muestra	0,9%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	10

Tabla 6. (continuación)

pg. 6 de 10

ANOSIM 22	
Diferencias fases contrastantes, variables descriptoras del epifiton sección 1 sin meses de transición	
Valores de la sección 1 de JP y JC. Se excluyeron octubre y noviembre	
<i>Variables utilizadas: Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Índice de pigmentos, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado</i>	
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada	
Con estandarización	
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$	
Análisis de una vía. Factor: fases	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,83
Nivel de significación del estadístico de muestra	0,1%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	0
ANOSIM 23	
Diferencias fases contrastantes, variables descriptoras del epifiton sección 2, sin meses de transición	
Valores de la sección 2 de JP y JC. Se excluyeron octubre y noviembre	
<i>Variables utilizadas: Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Índice de pigmentos, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado</i>	
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada	
Con estandarización	
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$	
Análisis de una vía. Factor: fases	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,87
Nivel de significación del estadístico de muestra	0,1%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	0
ANOSIM 24	
Diferencias fases contrastantes, variables descriptoras del epifiton sección 4, sin meses de transición	
Valores de la sección 4 de JP y JC. Se excluyeron octubre y noviembre	
<i>Variables utilizadas: Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Índice de pigmentos, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado</i>	
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada	
Con estandarización	
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$	
Análisis de una vía. Factor: fases	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,79
Nivel de significación del estadístico de muestra	0,1%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	0
ANOSIM 25	
Diferencias fases contrastantes, variables descriptoras del epifiton sección 7, sin meses de transición	
Valores de la sección 7 de JP y JC. Se excluyeron octubre y noviembre	
<i>Variables utilizadas: Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Índice de pigmentos, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado</i>	
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada	
Con estandarización	
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$	
Análisis de una vía. Factor: fases	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,66
Nivel de significación del estadístico de muestra	0,1%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	0
ANOSIM 26	
Diferencias fases contrastantes, variables descriptoras del epifiton sección 10, sin meses de transición	
Valores de la sección 10 de JP y JC. Se excluyeron octubre y noviembre	
<i>Variables utilizadas: Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Índice de pigmentos, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado</i>	
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada	
Con estandarización	
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$	
Análisis de una vía. Factor: fases	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,66
Nivel de significación del estadístico de muestra	0,1%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	0

Tabla 6. (continuación)

pg. 7 de 10

pg. 7 de 10

ANOSIM 27					
Diferencias fases contrastantes, variables descriptoras del epifiton sección 13, sin meses de transición					
Valores de la sección 13 de JP y JC. Se excluyeron octubre y noviembre y JC julio (outlier)					
Variables utilizadas: <i>Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Índice de pigmentos, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado</i>					
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna o log ₁₀ (x+1)					
Análisis de una vía. Factor: fases					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,56
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0
ANOSIM 28					
Diferencias fases contrastantes, variables descriptoras del epifiton sección 16, sin meses de transición					
Valores de la sección 16 de JP y JC. Se excluyeron octubre y noviembre					
Variables utilizadas: <i>Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado</i>					
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna o log ₁₀ (x+1)					
Análisis de una vía. Factor: fases					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,54
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0
ANOSIM 29					
Diferencias entre periodos 1, 2 y 3, variables descriptoras del epifiton, sección 1					
Valores de la sección 1 en JP y JC. Se excluyeron los valores de octubre, noviembre y junio					
Variables utilizadas: <i>Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Índice de pigmentos, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado</i>					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna o log ₁₀ (x+1)					
Análisis de una vía. Factor: período					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,39
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nº permutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
1 - 2	0,598	0,2	462	462	1
1 - 3	0,598	0,2	462	462	1
2 - 3	0,03	32,5	462	462	150
ANOSIM 30					
Diferencias entre periodos 1, 2 y 3, variables descriptoras del epifiton, sección 2					
Valores de la sección 2 en JP y JC. Se excluyeron los valores de octubre, noviembre y junio					
Variables utilizadas: <i>Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Índice de pigmentos, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado</i>					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna o log ₁₀ (x+1)					
Análisis de una vía. Factor: período					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,47
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nº permutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
1 - 2	0,561	0,2	462	462	1
1 - 3	0,685	0,2	462	462	1
2 - 3	0,189	7,8	462	462	36

Tabla 6. (continuación)

ANOSIM 31					
Diferencias entre períodos 1, 2 y 3, variables descriptoras del epifiton, sección 4					
Valores de la sección 4 en JP y JC. Se excluyeron los valores de octubre, noviembre y junio					
Variables utilizadas: Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Índice de pigmentos, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$					
Análisis de una vía. Factor: período					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)				0,41	
Nivel de significación del estadístico de muestra				0,1%	
Número de permutaciones				999	
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global				0	
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nº permutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
1 - 2	0,613	0,2	462	462	1
1 - 3	0,543	0,2	462	462	1
2 - 3	0,206	2,4	462	462	11
ANOSIM 32					
Diferencias entre períodos 1, 2 y 3, variables descriptoras del epifiton, sección 7					
Valores de la sección 7 en JP y JC. Se excluyeron los valores de octubre, noviembre y junio					
Variables utilizadas: Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Índice de pigmentos, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$					
Análisis de una vía. Factor: período					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)				0,41	
Nivel de significación del estadístico de muestra				0,1%	
Número de permutaciones				999	
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global				0	
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nº permutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
1 - 2	0,563	0,2	462	462	1
1 - 3	0,506	0,2	462	462	5
2 - 3	0,074	21,9	462	462	101
ANOSIM 33					
Diferencias entre períodos 1, 2 y 3, variables descriptoras del epifiton, sección 10					
Valores de la sección 10 en JP y JC. Se excluyeron los valores de octubre, noviembre y junio					
Variables utilizadas: Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Índice de pigmentos, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$					
Análisis de una vía. Factor: período					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)				0,58	
Nivel de significación del estadístico de muestra				0,1%	
Número de permutaciones				999	
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global				0	
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nº permutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
1 - 2	0,85	0,2	462	462	1
1 - 3	0,7	0,2	462	462	1
2 - 3	0,109	17,1	462	462	79

Tabla 6. (continuación)

pg. 9 de 10

pg. 5 de 10

ANOSIM 34					
Diferencias entre periodos 1, 2 y 3, variables descriptoras del epifiton, sección 13					
Valores de la sección 13 en JP y JC. Se excluyeron los valores de octubre, noviembre y junio					
Variables utilizadas: Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Clorofila a activa, Índice de pigmentos, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna o log ₁₀ (x+1)					
Análisis de una vía. Factor: período					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,34
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nºpermutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
1 - 2	0,608	0,2	462	462	1
1- 3	0,429	0,9	462	462	4
2 - 3	0,093	16,9	462	462	78
ANOSIM 35					
Diferencias entre periodos 1, 2 y 3, variables descriptoras del epifiton, sección 16					
Valores de la sección 16 en JP y JC. Se excluyeron los valores de octubre, noviembre y junio					
Variables utilizadas: Riqueza específica, Densidad total, Biovolumen total, Índice de diversidad de Shannon-Wiener y su índice de equitabilidad asociado					
Análisis entre muestras					
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna o log ₁₀ (x+1)					
Análisis de una vía. Factor: período					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,25
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,3%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					2
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nºpermutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
1 - 2	0,224	5	462	462	23
1- 3	0,376	0,4	462	462	2
2 - 3	0,165	9,5	462	462	44
ANOSIM 36					
Diferencias entre fases, composición específica del epifiton, sección 2, densidad de individuos.					
Valores de la sección 2 de JP y JC. Se excluyeron muestras JP jul y ago y las de octubre y noviembre de ambos sitios					
Variable: Densidad de especies que comprendieron 10% o más de la abundancia total en algún sitio y/o fecha					
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Coeficiente de Bray-Curtis					
Sin estandarización					
Transformación: raíz cuarta					
Análisis de una vía. Factor: fase					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,84
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0
ANOSIM 37					
Diferencias entre fases, composición específica del epifiton, sección 13, densidad de individuos.					
Valores de la sección 13 de JP y JC. Se excluyeron la muestra JC julio (outlier) y las de octubre y noviembre de ambos sitios					
Variable: Densidad de especies que comprendieron 10% o más de la abundancia total en algún sitio y/o fecha					
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Coeficiente de Bray-Curtis					
Sin estandarización					
Transformación: raíz cuarta					
Análisis de una vía. Factor: fase					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,80
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					

Tabla 6. (continuación)

pg.10 de 10

ANOSIM 38	
Diferencias entre fases, composición específica del epifiton, sección 2, biovolumen	
Valores de la sección 2 de JP y JC. <i>Se excluyeron muestras JP jul y ago y las de octubre y noviembre de ambos sitios</i>	
Variable: <i>Biovolumen de especies que comprendieron 5% o más de la abundancia total en algún sitio y/o fecha</i>	
Análisis entre muestras Medida de similitud: Coeficiente de Bray-Curtis	
Sin estandarización	
Transformación: raíz cuarta	
Análisis de una vía. Factor: fase	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,99
Nivel de significación del estadístico de muestra	0,1%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	0
ANOSIM 39	
Diferencias entre fases, composición específica del epifiton, sección 13, biovolumen	
Valores de la sección 13 de JP y JC. <i>Se excluyeron la muestra JC julio (outlier) y las de octubre y noviembre de ambos sitios</i>	
Variable: <i>Biovolumen de especies que comprendieron 5% o más de la abundancia total en algún sitio y/o fecha</i>	
Análisis entre muestras. Medida de similitud: Coeficiente de Bray-Curtis	
Sin estandarización	
Transformación: raíz cuarta	
Análisis de una vía. Factor: fase	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,90
Nivel de significación del estadístico de muestra	0,1%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	0

Tabla 7: Análisis de la varianza de dos factores con medidas repetidas
Datos de biomasa y riqueza específica del epifiton sobre junco

<i>Test de esfericidad de Mauchley</i>					
Variable		W	Ji-cuadrado	g.l.	p
Riqueza específica		0,1033	44,90	20	0,0011
Densidad total		0,0101	90,91	20	0,0000
Biovolumen total		0,0458	61,99	14	0,0000
Concentración Clorofila a activa		0,0363	66,64	14	0,0000
Indice de Diversidad H'		0,1073	44,14	20	0,0014
<i>Test multivariados para medidas repetidas</i>					
Variable	Efecto	Test	Valor	F	p
Riqueza específica	Profundidad (P)	Wilks	0,27	7,69	0,00041
		Pillai's	0,73	7,69	0,00041
		Hotelling	2,71	7,69	0,00041
	Efecto (P) xSitio	Wilks	0,87	0,43	0,85
		Pillai's	0,13	0,43	0,85
		Hotelling	0,15	0,43	0,85
Densidad total	Profundidad (P)	Wilks	0,19	11,93	0,00003
		Pillai's	0,81	11,93	0,00003
		Hotelling	4,21	11,93	0,00003
	Efecto (P) xSitio	Wilks	0,65	1,51	0,23
		Pillai's	0,35	1,51	0,23
		Hotelling	0,53	1,51	0,23
Biovolumen total	Profundidad (P)	Wilks	0,14	22,24	0,00000
		Pillai's	0,86	22,24	0,00000
		Hotelling	6,18	22,24	0,00000
	Efecto (P) xSitio	Wilks	0,93	0,27	0,93
		Pillai's	0,07	0,27	0,93
		Hotelling	0,07	0,27	0,93
Diversidad Índice Shannon - Wiener H'	Profundidad (P)	Wilks	0,20	11,66	0,00003
		Pillai's	0,80	11,66	0,00003
		Hotelling	4,12	11,66	0,00003
	Efecto (P) xSitio	Wilks	0,88	0,39	0,87
		Pillai's	0,12	0,39	0,87
		Hotelling	0,14	0,39	0,87
Concentración de clorofila a activa	Profundidad (P)	Wilks	0,25	10,82	0,00006
		Pillai's	0,75	10,82	0,00006
		Hotelling	3,01	10,82	0,00006
	Efecto (P) xSitio	Wilks	0,88	0,50	0,78
		Pillai's	0,12	0,50	0,78
		Hotelling	0,14	0,50	0,78

Valores en rojo: estadísticos significativos ($p < 0,05$)

Tabla 8: Resultados análisis SIMPER

Agrupamiento de especies según las fases contrastantes

Variables: densidad y biovolumen de especies de las secciones S2 y S13

pg. 1 de 2

SECCION 2						
SIMPER 1						
Porcentajes de similitud - contribución de las especies						
Datos de densidad especies						
Sin estandarización			Transformación: Raíz cuarta			
Porcentaje de corte para contribuciones menores:90% Factor: Fase						
Fase Turbia						
Similitud promedio: 65,6						
Especies	Densidad promedio	Similitud promedio	Similitud SD	% contribuc.	% acumulado	
CGG	72.074	18,65	5,39	28,42	28,42	
NAV	24.495	13,67	16,12	20,83	49,25	
AMV	5.685	8,87	5,84	13,51	62,76	
COS	2.288	7,98	5,56	12,16	74,92	
OES	16.409	7,53	3,18	11,47	86,39	
NIA	2.064	5,45	3,66	8,3	94,69	
Fase Clara						
Similitud promedio: 70,37						
Especies	Densidad promedio	Similitud promedio	Similitud SD	% contribuc.	% acumulado	
NIA	8.198	10,56	4,33	15,01	15,01	
AMV	21.911	6,46	5,58	9,18	24,19	
COS	20.387	5,89	4,6	8,37	32,56	
ULA	12.788	5,73	3,13	8,15	40,71	
CGG	8.988	5,67	3,86	8,06	48,77	
RHG	25.818	4,99	1,68	7,09	55,86	
HLE	11.839	4,75	4,14	6,75	62,61	
NAV	5.849	4,58	4,06	6,51	69,12	
MAE	366.955	4,52	1,95	6,42	75,54	
CAJ	29.793	3,85	1,85	5,46	81,0	
OEI	4.038	3,81	3,17	5,41	86,41	
OES	2.376	3,47	2,26	4,93	91,34	
Fases turbia y clara						
Disimilitud promedio = 50,03						
Especies	Fase turbia	Fase clara	Disimilitud promedio	Disimilitud SD	% contribuc.	% acumulado
NIA	2.064	81.968	4,91	2,34	9,82	9,82
RHG	0	25.818	4,56	2,23	9,11	18,93
HLE	0	11.839	3,94	3,32	7,88	26,81
CAJ	0	29.793	3,89	1,91	7,78	34,59
MAE	300	36.955	3,74	1,72	7,48	42,07
CGG	72.074	8.988	3,36	1,84	6,71	48,78
ULA	3.197	12.788	2,92	1,37	5,83	54,61
OEI	80	4.038	2,61	2,04	5,21	59,82
HEM	0	15.736	2,57	1,11	5,14	64,96
NAV	24.495	5.849	2,33	1,84	4,67	69,63
OES	16.409	2.376	2,1	1,2	4,2	73,83
APH	2.139	4.382	2,03	1,17	4,05	77,88
JAM	1.085	3.439	1,83	1,31	3,65	81,53
HER	581	3.655	1,75	1,15	3,5	85,03
HEP	856	1.365	1,61	0,95	3,22	88,25
COS	2.288	20.387	1,42	1,17	2,83	91,08
Abreviaturas:						
AMV	Amphora veneta					
APH	Aphanocapsa holsatica					
CAJ	Calothrix javanica					
CES	Coenocystis subcylindrica					
CGG	Complejo G.p.-G. g.					
COS	Cosmarium sociale					
UU1	Ulnaria ulna var. ulna fo. 1					
UU2	Ulnaria ulna var. ulna fo. 2					
ULA	Ulnaria acus					
HEM	Heteroleibleinia mesotricha					
HEP	Heteroleibleinia pusilla					
HER	Heteroleibleinia rigidula					
HLE	Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica					
JAM	Jaaginema metaphyticum					
JAS	Jaaginema subtilissimum					
LEI	Leibleinia inconspicua					
LYM	Lyngbya martensiana					
MAE	Mastogloia elliptica					
MOV	Mougeotia virescens					
NAV	Navicula veneta					
NIA	Nitzschia amphibia					
NIS	Nitzschia sigmoidea					
NOP	Nostoc paludosum					
OEI	Oedogonium inversum					
OEM	Oedogonium macrandricum					
OES	Oedogonium aff. sphaerandrum					
RHG	Rhopalodia gibba					
SP1	Spirogyra sp. 1					
SP2	Spirogyra sp. 2					
SPP	Spirogyra puncticulata					
STT	Stigeoclonium aff. tenue.					

SIMPER 2						
Porcentajes de similitud - contribución de las especies						
Datos de biovolumen de especies						
Sin estandarización			Transformación: Raíz cuarta			
Porcentaje de corte para contribuciones menores:90% Factor: Fase						
Fase Turbia						
Similitud promedio: 57,8						
Especies	Biovolumen promedio	Similitud promedio	Similitud SD	% contribuc.	% acumulado	
CGG	144	17,69	4,23	30,6	30,6	
NAV	12	9,57	14,14	16,56	47,17	
AMV	10	8,12	5,1	14,06	61,22	
OES	36	7,52	3,29	13,01	74,23	
NIA	1	4,13	3,94	7,14	81,37	
UU1	2	3,4	0,91	5,88	87,26	
HEM	3	2,3	0,91	3,97	91,23	
Fase Clara						
Similitud promedio: 66,12						
Especies	Biovolumen promedio	Similitud promedio	Similitud SD	% contribuc.	% acumulado	
SP2	3.904	12,37	4,22	18,71	18,71	
SPP	647	5,07	1,14	7,66	26,37	
NIA	52	4,85	5,13	7,34	33,71	
OEI	124	4,43	2,37	6,7	40,41	
RHG	240	4,42	1,71	6,69	47,1	
ULA	39	3,86	3,62	5,84	52,94	
AMV	38	3,73	7,4	5,64	58,58	
MOV	43	3,46	2,75	5,24	63,82	
CGG	15	3,17	3,47	4,8	68,62	
MAE	133	3,15	1,97	4,76	73,4	
HEP	14	2,37	3,14	3,58	76,96	
OES	5	2,12	2,19	3,2	80,16	
CES	46	2,02	1,73	3,06	83,22	
NAV	3	1,96	3,86	2,96	86,18	
SP1	60	1,89	0,74	2,86	89,04	
LYM	202	1,05	0,73	1,59	90,63	
Fases turbia y clara						
Disimilitud promedio = 66,34						
Especies	Fase turbia	Fase clara	Disimilitud promedio	Disimilitud SD	% contribuc.	% acumulado
SP2	0	3.904	11,13	4,22	16,77	16,77
SPP	0	647	5,97	1,6	9	25,77
RHG	0	240	4,68	2,29	7,05	32,82
OEI	2	124	3,72	1,81	5,61	38,43
MAE	1	133	3,05	1,73	4,59	43,02
SP1	0	60	2,82	1,17	4,24	47,26
NIA	1	52	2,6	2,57	3,91	51,17
CGG	144	15	2,55	1,67	3,85	55,02
MOV	10	43	2,39	1,41	3,6	58,62
HEP	0	14	2,38	2,52	3,58	62,2
CES	0	46	2,37	1,86	3,58	65,78
ULA	10	39	2,28	1,43	3,43	69,21
LYM	0	202	2,16	0,95	3,25	72,46
UU2	0	15	1,77	1,01	2,66	75,12
APH	6	13	1,62	1,15	2,44	77,56
OES	36	5	1,59	1,19	2,4	79,96
STT	0	6	1,52	1,07	2,28	82,24
OEM	0	12	1,42	0,79	2,13	84,37
NAV	12	3	1,18	1,094	1,79	86,16
JAS	7	4	1,17	0,77	1,76	87,92
HEM	3	2	1,16	1,28	1,75	89,67
NIS	0	3	1,16	0,94	1,75	91,42

Tabla 8. (continuación)

SECCION 13												
SIMPER 3							SIMPER 4					
Porcentajes de similitud - contribución de las especies							Porcentajes de similitud - contribución de las especies					
Datos de densidad especies							Datos de biovolumen de especies					
Sin estandarización												

Tabla 9: Resultados Análisis de Componentes Principales (ACP)

Variables: Variables medidas en el campo y pertenecientes a la dinámica del junco					
Se analizaron 6 variables x 24 casos					
Tolerancia del análisis 1E-7					
Datos transformados y estandarizados					
	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	
Eigenvalores	3,13	1,20	0,90	0,48	
Porcentaje	52,1	20,0	15,0	8,0	
Porcentaje acumulado	52,1	72,1	87,1	95,1	
PCA loadings					
	Transformación	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Temperatura	no transformado	0,12	0,699	0,602	0,261
Conductividad	log(x+1)	-0,52	0,039	-0,06	0,471
Fósforo total	log(x+1)	-0,426	0,054	0,479	-0,64
Transparencia	no transformado	0,524	0,138	-0,001	0,198
Densidad ejes	log(x+1)	0,078	0,689	-0,627	-0,345
Superficie disponible/eje	no transformado	0,502	-0,118	0,104	0,104
PCA scores					
Fecha	Grupo	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Jul	JP	-2,325	-1,333	0,842	-0,071
Ago	JP	-2,223	-1,39	0,338	0,036
Sep	JP	-2,765	-1,326	0,004	0,355
Oct	JP	-1,007	0,023	-0,302	-0,6
Nov	JP	-0,902	0,584	0,05	-0,231
Dic	JP	0,48	0,339	0,555	-0,289
Ene	JP	0,589	0,354	0,911	0,39
Feb	JP	0,305	0,722	1,08	0,322
Mar	JP	2,363	-0,056	1,211	-0,779
Abr	JP	2,004	-0,45	-0,297	0,503
May	JP	2,166	-0,994	-0,54	0,523
Jun	JP	1,969	-1,374	-0,914	-0,734
Jul	JC	-3,028	-0,341	0,427	-0,345
Ago	JC	2,361	-0,408	-0,192	0,298
Sep	JC	-1,982	-0,252	-0,555	0,593
Oct	JC	-1,483	1,465	-1,1	-0,415
Nov	JC	-0,682	0,937	-0,901	0,25
Dic	JC	0,361	1,79	-0,5	0,261
Ene	JC	-0,168	2,338	0,233	-0,192
Feb	JC	-0,1	2,252	0,455	0,139
Mar	JC	2,585	-0,526	0,919	-0,206
Abr	JC	2,204	-0,536	-0,301	1,105
May	JC	1,864	-0,228	-0,427	0,12
Jun	JC	1,135	-0,421	-0,996	-1,03

Tabla 10: Resultados de Análisis de Regresión Simple

Análisis de regresión entre variables descriptoras del epifiton y los scores del primer y segundo eje (ACP Tabla N° 9)

Pares de variables	r ²	Parámetros	Valores	Error estándar	Dócima de parámetros		Límites de confianza de parámetros	
					t	p	-95,00%	+95,00%
Biovolumen - scores Eje 1	0,55	a	-7,99	1,56	-5,10	4,1E-05	-11,2	-4,7
		b	2,59	0,50	5,17	3,5E-05	1,6	3,6
Clorofila a - scores Eje 1	0,24	a	-1,78	0,74	-2,41	0,025	-3,3	-0,3
		b	3,04	1,13	2,68	0,014	0,7	5,4
Riqueza específica- scores Eje 1	0,59	a	-4,93	0,90	-5,48	1,6E-05	-6,8	-3,1
		b	0,09	0,02	5,68	1,0E-05	0,1	0,1
Densidad - scores Eje 1	0,04	a	5,21	5,65	0,92	0,367	-6,5	16,9
		b	-0,98	1,07	-0,92	0,366	-3,2	1,2
Biovolumen - scores Eje 2	0,11	a	-2,20	1,36	-1,62	0,120	-5,0	0,6
		b	0,72	0,44	1,66	0,111	-0,2	1,6
Clorofila a - scores Eje 2	0,13	a	-0,77	0,49	-1,56	0,132	-1,8	0,3
		b	1,36	0,75	1,80	0,086	-0,2	2,9
Riqueza específica- scores Eje 2	0,11	a	-1,26	0,83	-1,52	0,142	-3,0	0,5
		b	0,02	0,02	1,61	0,121	0,0	0,1
Densidad - scores Eje 2	0,10	a	-5,15	3,39	-1,52	0,143	-12,2	1,9
		b	0,98	0,64	1,53	0,140	-0,3	2,3

Valores en rojo: estadístico significativo ($p < 0,05$)

Tabla 11: Resultados análisis BIOENV (Biota and/or Environment matching)
Relación entre la densidad y el biovolumen de especies de las secciones S2 y S13 con diferentes variables ambientales

BIOENV 1			BIOENV 2			BIOENV 3			BIOENV 4		
Densidad de especies S2			Densidad de especies S13			Biovolumen de especies S2			Biovolumen de especies S13		
Método de correlación por rangos: Spearman			Método de correlación por rangos: Spearman			Método de correlación por rangos: Spearman			Método de correlación por rangos: Spearman		
Número máximo de variables: 8			Número máximo de variables: 8			Número máximo de variables: 8			Número máximo de variables: 8		
Matriz de datos especies			Matriz de datos especies			Matriz de datos especies			Matriz de datos especies		
Tipo de datos: matriz de similitud			Tipo de datos: matriz de similitud			Tipo de datos: matriz de similitud			Tipo de datos: matriz de similitud		
Índice de similitud: Bray-Curtis			Índice de similitud: Bray-Curtis			Índice de similitud: Bray-Curtis			Índice de similitud: Bray-Curtis		
Transformación: raíz cuarta			Transformación: raíz cuarta			Transformación: raíz cuarta			Transformación: raíz cuarta		
Matriz de datos ambientales			Matriz de datos ambientales			Matriz de datos ambientales			Matriz de datos ambientales		
Análisis entre muestras			Análisis entre muestras			Análisis entre muestras			Análisis entre muestras		
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada			Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada			Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada			Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada		
Datos no estandarizados			Datos no estandarizados			Datos no estandarizados			Datos no estandarizados		
Transformación: log (x+1) o ninguna			Transformación: log (x+1) o ninguna			Transformación: log (x+1) o ninguna			Transformación: log (x+1) o ninguna		
Variables			Variables			Variables			Variables		
1	Temperatura		1	Temperatura		1	Temperatura		1	Temperatura	
2	Conductividad		2	Conductividad		2	Conductividad		2	Conductividad	
3	Turbidez		3	Turbidez		3	Turbidez		3	Turbidez	
4	Oxígeno Disuelto		4	Oxígeno Disuelto		4	Oxígeno Disuelto		4	Oxígeno Disuelto	
5	Sólidos Suspendidos		5	Sólidos Suspendidos		5	Sólidos Suspendidos		5	Sólidos Suspendidos	
6	Alcalinidad total		6	Alcalinidad total		6	Alcalinidad total		6	Alcalinidad total	
7	Sílice reactiva		7	Sílice reactiva		7	Sílice reactiva		7	Sílice reactiva	
8	Fósforo total		8	Fósforo total		8	Fósforo total		8	Fósforo total	
Mejores resultados			Mejores resultados			Mejores resultados			Mejores resultados		
Núm.variables	Coeficiente correlac.	Variables	Núm.variables	Coeficiente correlac.	Variables	Núm.variables	Coeficiente correlac.	Variables	Núm.variables	Coeficiente correlac.	Variables
2	0,671	3,8	2	0,509	3,8	3	0,797	3,5,8	3	0,597	1,3,8
3	0,652	3,5,8	3	0,505	3,5,8	4	0,786	2,3,5,8	3	0,594	3,5,8
3	0,638	2,3,8	2	0,479	5,8	2	0,778	3,8	2	0,592	3,8
4	0,622	2,3,5,8	4	0,477	2,3,5,8	3	0,776	2,3,8	4	0,584	1,3,5,8
3	0,622	2,5,8	3	0,473	2,3,8	4	0,762	3,5,6,8	3	0,582	1,5,8
3	0,62	3,6,8	4	0,465	3,5,6,8	4	0,754	1,3,5,8	2	0,576	5,8
4	0,611	3,5,6,8	3	0,453	3,6,8	3	0,747	2,5,8	4	0,571	2,3,5,8
2	0,602	5,8	3	0,447	1,3,8	5	0,743	2,3,5,7,8	4	0,567	3,5,6,8
3	0,587	5,6,8	4	0,446	1,3,5,8	3	0,738	3,6,8	3	0,564	2,3,8
3	0,586	3,7,8	3	0,443	2,5,8	4	0,737	3,5,7,8	3	0,555	3,6,8

>Estructura y dinámica de los ensambles epipélicos

Tabla 1: Test de Kruskal-Wallis ANOVA por rangos

Materia orgánica en sedimentos

(mg MO/ g peso seco de sedimento)

H (3, N= 48) =41,33759 p =0,00		
	Casos válidos	Suma de rangos
JC	12	503
JP	12	373
ALe	12	204
ALr	12	96

Tabla 3: Análisis de regresión simple

Fósforo total y materia orgánica en sedimentos

(µg P/g peso seco de sedimento; mg MO/g peso seco de sedimento)

$r^2 = 0,75$			
Parámetros		a	b
	Valores	189,99	1,40
	Error estándar	23,21	0,12
Dócima de parámetros	t	8,18	11,97
	p	0,00	0,00
Límites de confianza	-95%	143,3	1,2
	+95%	236,7	1,6

Tabla 2: Análisis de la varianza de una vía

Fósforo total en sedimentos

(µg P/g peso seco de sedimento)

Origen de la variación	g.L.	S. C.	M.C.	Fs	prob F
Entre grupos	3	810.248	270.083	37	4,2417E-12
Intragrupos	44	321.024	7.296		
Total	47	1.131.272			

Test post hoc: Test de Bonferroni

Probabilidades Error entre MS=7296;df=44

Grupos	JP	JC	ALe	ALr
JP	***	1	0,000	0,000
JC	1	***	0,000	0,000
ALe	0,000	0,000	***	0,031
ALr	0,000	0,000	0,031	***

Los valores significativos se señalan en rojo

Tabla 4: Especies algales halladas en el epipelon

pg. 1 de 2

Listado de taxa discriminados en las diferentes categorías taxonómicas

Las letras entre paréntesis corresponden a las comunidades de origen:

(P)=epipelon; (E)= epifiton; (F)=plancton (fitoplancton)

DIVISION HETEROKONTOPHYTA	
Clase Xanthophyceae	
<i>Goniochloris smithii</i> (E)	
<i>Tribonema</i> sp.(F)	
Clase Bacillariophyceae	
ORDEN CENTRALES	
<i>Aulacoseira granulata</i> var. <i>angustissima</i> (F)	
<i>Chaetoceros muelleri</i> (F)	
<i>Cyclotella meneghiniana</i> (E)	
<i>Cyclotella</i> sp. (P)	
<i>Melosira varians</i> (F)	
ORDEN PENNALES	
<i>Fragilaria</i> aff. <i>construens</i> f. <i>subsalina</i> (P)	
<i>Fragilaria ulna</i> var. <i>acus</i> (E)	
<i>Fragilaria ulna</i> var. <i>ulna</i> fo. 1 (E)	
<i>Fragilaria ulna</i> var. <i>ulna</i> fo. 2 (E)	
<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i> (E)	
<i>Anomoeneis sphaerophora</i> f. <i>costata</i> (P)	
<i>Anomoeneis sphaerophora</i> f. <i>sphaerophora</i> (P)	
<i>Gomphonema truncatum</i> (E)	
Complejo <i>Gomphonema gracile</i> - <i>G. parvulum</i> (E)	
<i>Navicula peregrina</i> (P)	
<i>Navicula pupula</i> (P)	
<i>Navicula veneta</i> (P)	
<i>Navicula</i> aff. <i>trivialis</i> (P)	
<i>Craticula buder</i> fo. 1 (P)	
<i>Craticula buder</i> fo. 2 (P)	
<i>Craticula</i> aff. <i>elkab</i> (P)	
<i>Craticula pampeana</i> (P)	
<i>Diploneis</i> aff. <i>modica</i> (P)	
<i>Hippodonta hungarica</i> (E)	
<i>Pinnularia</i> aff. <i>microstauron</i> (P)	
<i>Pinnularia</i> aff. <i>viridoides</i> (P)	
<i>Plagiotropis lepidoptera</i> (P)	
<i>Navicella pusilla</i> (E)	
<i>Amphora copulata</i> (E)	
<i>Amphora veneta</i> (E)	
<i>Amphora</i> aff. <i>coffeaformis</i> (F)	
<i>Entomoeneis paludosa</i> (P)	
<i>Denticula</i> aff. <i>valida</i> (E)	
<i>Hantzschia amphioxys</i> (F)	
<i>Nitzschia amphibia</i> (E)	
<i>Nitzschia hungarica</i> (P)	
<i>Nitzschia sigmoidea</i> (E)	
<i>Nitzschia tryblionella</i> (P)	
<i>Nitzschia</i> aff. <i>compressa</i> (P)	
<i>Nitzschia</i> aff. <i>paleacea</i> (E)	
<i>Epithemia adnata</i> (E)	
<i>Rhopalodia gibba</i> (E)	
<i>Rhopalodia operculata</i> (E)	
<i>Rhopalodia</i> aff. <i>rupestris</i> (P)	
<i>Campilodiscus clypeus</i> (P)	
<i>Surirella striatula</i> (P)	
<i>Surirella ovalis</i> (F)	

DIVISION CYANOPHYTA	
ORDEN CHROOCOCCALES	
Familia Synechococcaceae	
<i>Synechococcus nidulans</i> (P)	
<i>Aphanothece endophytica</i> (F)	
Familia Merismopediaceae	
<i>Merismopedia warmingiana</i> (F)	
<i>Merismopedia punctata</i> (F)	
<i>Aphanocapsa holsatica</i> (F)	
<i>Coelosphaerium punctiferum</i> (P)	
<i>Coelomoron pusillum</i> (F)	
Familia Myrocystaceae	
<i>Microcystis aeruginosa</i> (F)	
Familia Chroococcaceae	
<i>Chroococcus minutus</i> (F)	
<i>Chroococcus dispersus</i> (F)	
<i>Chroococcus turgidus</i> (P)	
Familia Enthophysalidaceae	
<i>Chlorogloea</i> aff. <i>gentilis</i> (F)	
Familia Xenococcaceae	
<i>Xenococcus</i> aff. <i>minimus</i> (P)	
ORDEN NOSTOCALES	
Familia Nostocaceae	
<i>Anabaena ambigua</i> (E)	
<i>Anabaena</i> sp. (F)	
<i>Nostoc paludosum</i> (E)	
<i>Raphidiopsis mediterranea</i> (F)	
Familia Rivulariaceae	
<i>Calothrix bharadwajae</i> (E)	
<i>Calothrix javanica</i> (E)	
ORDEN OSCILLATORIALES	
Familia Pseudoanabaenaceae	
<i>Jaaginema geitleri</i> (P)	
<i>Jaaginema metaphyticum</i> (P)	
<i>Jaaginema subtilissimum</i> (B)	
<i>Limnothrix lauterbornii</i> (P)	
<i>Pseudoanabaena catenata</i> (P)	
<i>Pseudoanabaena minima</i> (P)	
<i>Pseudoanabaena</i> sp. (P)	
<i>Planktolyngbya</i> aff. <i>undulata</i> (P)	
<i>Planktolyngbya microspira</i> (F)	
<i>Leibleinia epiphytica</i> (P)	
<i>Leptolyngbya crassior</i> (P)	
<i>Leptolyngbya subtilis</i> (P)	
<i>Heteroleibleinia-Leibleinia epiphytica</i> (P)	
<i>Heteroleibleinia pusilla</i> (P)	
<i>Spirulina coorakiana</i> (P)	
<i>Spirulina laxissima</i> (F)	

Tabla 4: (continuación)

DIVISION CHLOROPHYTA
Clase Chlorophyceae
ORDEN CHLOROCOCCALES
<i>Schroederia indica</i> (F)
<i>Pediastrum boryanum</i> (F)
<i>Botryococcus braunii</i> (F)
<i>Dictyosphaerium subsolitarium</i> (F)
<i>Lagerheimia subsalsa</i> (B)
<i>Lagerheimia ciliata</i> (B)
<i>Oocystella nephrocytioides</i> (F)
<i>Oocystella parva</i> (F)
<i>Oocystella aff. lacustris</i> (F)
<i>Eremosphaeria eremosphaera</i> (F)
<i>Ankistrodesmus spiralis</i> (F)
<i>Chlorella minutissima</i> (B)
<i>Choricystis fina</i> (F)
<i>Monoraphidium circinale</i> (F)
<i>Monoraphidium minutum</i> (F)
<i>Monoraphidium griffithi</i> (F)
<i>Monoraphidium contortum</i> (F)
<i>Monoraphidium subclavatum</i> (F)
<i>Tetraedron minimun</i> (F)
<i>Coelastrum astroideum</i> (F)
<i>Scenedesmus ecornis</i> (F)
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (F)
<i>Scenedesmus aff. semipulcher</i> (F)
<i>Crucigeniella crucifera</i> (F)
ORDEN OEDOGONIALES
<i>Oedogonium inversum</i> (E)
<i>Oedogonium aff. sphaerandrium</i> (E)
Clase Zygnematophyceae
ORDEN DESMIDIALES
<i>Closterium diana</i> var. <i>diana</i> f. <i>diana</i> (E)
<i>Closterium gracile</i> var. <i>gracile</i> (E)
<i>Closterium venus</i> var. <i>venus</i> f. <i>venus</i> (E)
<i>Cosmarium dybowski</i> (E)
<i>Cosmarium phaseolus</i> var. <i>minus</i> (B)
<i>Cosmarium sociale</i> (E)
<i>Cosmarium subgranulatum</i> var. <i>granulatum</i> (E)
<i>Staurostrum inflexum</i> (F)
ORDEN ZYGNEMATALES
<i>Mougeotia virescens</i> (E)
<i>Spirogyra puncticulata</i> (E)

DIV. CYANOPHYTA (cont.)

Familia Phormidiaceae

Phormidium chalybeum (B)

Phormidium chlorinum (B)

Phormidium articulatum (B)

Phormidium aff. claricentrosom (B)

Phormidium aerugineo-caeruleum (B)

Familia Oscillatoriaceae

Lyngbya martensiana (E)

Oscillatoria janus (B)

Oscillatoria aff. putrida (B)

Lyngbya spiralis (E)

DIVISION EUGLENOPHYTA

Lepocinclis salina fo. *salina* (B)

Euglena acus var. *acus* (B)

Euglena ehrenbergii var. *ehrenbergii* (B)

Euglena variabilis (B)

Phacus brevicaudatus (B)

Trachelomonas aff. volvocina (B)

DIVISION CRYPTOPHYTA

Cryptomonas erosa (F)

Tabla 5: Variables descriptoras del epipelon

Densidad total (ind./cm²), **Concentración de clorofila a activa** (µg cl a/cm²), **Concentración de feopigmentos** (µg feopig./cm²), **Indice de pigmentos** (%), **Biovolumen total** (µm³×10⁹/cm²), **Riqueza específica total** (N°de especies), **Indice de Shannon-Wiener** (H', bits/ind) e **Indice de equitabilidad** (J')

JP												
Variable / mes	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
Densidad total	10.275.264	7.571.603	4.867.941	4.119.484	3.371.026	7.801.257	3.897.435	9.647.875	4.810.249	7.747.807	3.520.835	2.923.693
Conc. Clorofila a activa	10,4	12,4	14,4	12,0	9,6	14,2	6,0	11,9	8,3	12,9	9,0	7,4
Conc. Feopigmentos	6,2	9,6	13,0	19,7	26,4	41,5	30,8	14,1	16,7	26,7	18,9	24,8
Indice de pigmentos	63	54	53	38	27	25	17	32	32	32	32	24
Biovolumen total	20,01	13,63	7,41	7,29	7,33	25,45	7,09	33,77	75,22	18,58	9,70	6,99
Riqueza específica total	42	42	42	38	34	50	41	46	42	58	45	38
H'	2,6	2,6	2,7	2,5	2,4	2,8	2,5	2,6	2,8	2,7	3,0	2,7
J'	0,69	0,70	0,71	0,69	0,67	0,71	0,69	0,67	0,74	0,68	0,80	0,75
JC												
Variable / mes	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
Densidad total	13.535.287	11.010.674	5.961.449	3.436.836	4.107.899	2.428.636	5.046.041	2.339.784	2.367.735	3.450.639	3.944.512	4.373.872
Conc. Clorofila a activa	4,9	6,2	4,6	3,8	12,2	5,7	6,9	6,4	8,4	7,6	8,4	8,4
Conc. Feopigmentos	5,3	5,2	4,9	4,8	25,7	24,8	27,5	25,7	18,9	22,0	20,2	20,4
Indice de pigmentos	50	56	48	44	32	19	20	31	31	26	29	29
Biovolumen total	25,45	20,85	11,55	7,07	5,92	1,76	14,12	6,22	4,74	15,88	42,55	8,43
Riqueza específica total	50	48	44	42	33	32	41	41	39	53	56	44
H'	2,4	2,4	2,3	2,3	2,3	2,5	3,0	2,8	2,6	2,9	2,7	2,9
J'	0,62	0,62	0,62	0,62	0,65	0,71	0,80	0,76	0,71	0,74	0,68	0,78
ALe												
Variable / mes	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
Densidad total	12.473.100	9.629.593	6.786.087	5.213.591	3.641.096	7.254.326	2.765.301	7.625.000	4.245.485	6.326.600	5.741.900	4.593.481
Conc. Clorofila a activa	12,6	11,5	10,3	11,1	11,8	15,9	9,2	13,4	9,5	14,6	9,7	11,4
Conc. Feopigmentos	3,0	5,6	8,3	15,8	23,4	24,5	32,1	21,5	13,6	26,5	23,0	24,8
Indice de pigmentos	79	67	56	41	33	39	24	38	41	35	30	31
Biovolumen total	18,29	15,38	12,48	9,12	5,80	68,49	13,31	29,83	21,55	41,08	19,59	46,11
Riqueza específica total	55	50	45	40	34	52	42	53	48	58	63	61
H'	2,9	2,8	2,7	2,7	2,7	2,5	2,6	2,6	2,6	2,7	2,9	3,0
J'	0,71	0,72	0,72	0,74	0,77	0,63	0,71	0,66	0,67	0,65	0,71	0,74
ALr												
Variable / mes	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
Densidad total	1.138.500	8.354.499	8.940.270	8.566.194	8.192.118	10.416.250	9.043.197	5.888.650	5.790.381	4.093.073	4.572.500	6.110.877
Conc. Clorofila a activa	6,1	8,6	12,6	12,4	12,3	18,8	25,2	10,9	15,5	11,5	8,5	3,0
Conc. Feopigmentos	0,7	1,7	3,3	13,1	22,8	21,3	19,8	15,7	19,8	18,0	14,6	17,0
Indice de pigmentos	90	83	80	49	37	47	56	41	44	38	37	17
Biovolumen total	1,18	9,03	17,04	18,46	19,91	131,21	12,62	11,28	13,99	5,70	8,97	15,80
Riqueza específica total	55	55	53	49	45	56	59	56	64	60	63	65
H'	2,4	2,7	2,4	2,7	2,9	2,9	2,8	2,8	3,0	2,9	2,8	3,0
J'	0,59	0,68	0,61	0,68	0,76	0,72	0,69	0,70	0,72	0,71	0,67	0,72

Tabla 6: Análisis de la varianza de una vía

Variables descriptoras del epipelon

Densidad total (N° inds/cm²), **Concentración de clorofila a activa** (µg/cm²), **Concentración de feopigmentos** (µg/cm²), **Biovolumen total** (µm³ x10⁹/cm²),

Riqueza específica total (N° de especies), **Índice de Shannon-Wiener** (H', bits/ind).

a) Análisis univariad

	Efecto	g.l.	SC	MC	F	p
Riqueza específica	Sitio	3	1471	490,3	8,96	0,0001
	Error	44	2408	54,7		
	Total	47	3879			
Densidad total	Sitio	3	884.796	294.932	0,86	0,4667
	Error	44	15.013.677	341.220		
	Total	47	15.898.473			
Concentración de Clorofila a activa	Sitio	3	201	67,1	5,28	0,0034
	Error	44	559	12,7		
	Total	47	761			
Concentración de Feopigmentos	Sitio	3	286	95,46	1,16	0,3343
	Error	44	3609	82,02		
	Total	47	3895			
Biovolumen total	Sitio	3	0,5	0,2	1,32	0,2811
	Error	44	5,0	0,1		
	Total	47	5,5			
Diversidad Índice Shannon-Wiener H'	Sitio	3	0,2	0,07	1,68	0,1842
	Error	44	1,8	0,04		
	Total	47	2,0			

Valores en rojo: resultados estadísticamente significativos (p<0,05)

b) Tests post-hoc

Variable	Test post-hoc	Sitios	JP	JC	ALe	ALr
Riqueza específica	LSD Fisher	JP	***	0,91	0,032	0,000
		JC	0,91	***	0,041	0,000
		ALe	0,032	0,041	***	0,029
		ALr	0,000	0,000	0,029	***
	Bonferroni	JP	***	1,000	0,189	0,000
		JC	1,000	***	0,243	0,000
		ALe	0,189	0,243	***	0,172
		ALr	0,000	0,000	0,172	***
	Tukey	JP	***	1,000	0,133	0,000
		JC	1,000	***	0,166	0,001
		ALe	0,133	0,166	***	0,123
		ALr	0,000	0,001	0,123	***
Concentración de clorofila a activa	LSD Fisher	JP	***	0,013	0,473	0,335
		JC	0,013	***	0,002	0,001
		ALe	0,473	0,002	***	0,803
		ALr	0,335	0,001	0,803	***
	Bonferroni	JP	***	0,081	1,00	1,00
		JC	0,081	***	0,012	0,006
		ALe	1,00	0,012	***	1,00
		ALr	1,00	0,006	1,00	***
	Tukey	JP	***	0,062	0,887	0,764
		JC	0,062	***	0,010	0,005
		ALe	0,887	0,010	***	0,994
		ALr	0,764	0,005	0,994	***

Tabla 7 : Resultados de Análisis de Similitudes (ANOSIM)

pg. 1 de 4

pg. 1 de 4

ANOSIM 1					
Diferencias entre fases, variables descriptoras del epipelon					
<u>Variables utilizadas:</u> <i>Densidad total, Clorofila a activa, Biovolumen promedio por individuo y Riqueza específica total</i>					
Valores de todos las fechas y sitios					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$					
Análisis de una vía. Factor: fase					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,153
Nivel de significación del estadístico de muestra					4,4%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					43
ANOSIM 2					
Diferencias entre fases, variables descriptoras del epipelon					
<u>Variables utilizadas:</u> <i>Densidad total, Clorofila a activa, Biovolumen promedio por individuo y Riqueza específica total</i>					
Valores de todos los sitios. Se excluyeron las muestras de octubre y noviembre					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$					
Análisis de una vía. Factor: fase					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,235
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,4%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					3
ANOSIM 3					
Diferencias entre período 1, 2 y 3					
<u>Variables utilizadas:</u> <i>Densidad total, Clorofila a activa, Biovolumen promedio por individuo y Riqueza específica total</i>					
Valores de todos los sitios. Se excluyeron las muestras de octubre, noviembre y junio					
Análisis entre muestras					
Mediana de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna o $\log_{10}(x+1)$					
Análisis de una vía. Factor: períodos					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,238
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nº permutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
1 - 2	0,213	0,2	1352078	999	1
1- 3	0,427	0,1	1352078	999	0
2 - 3	0,064	10,6	1352078	999	105

Tabla 7 : (continuación)

ANOSIM 4					
Diferencias entre sitios. Densidad taxa de la fracción planctónica del epipelon					
Valores de todos los sitios y fechas.					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Bray-Curtis					
sin estandarización					
Transformación: raíz cuarta					
Análisis de una vía. Factor: sitio					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)				0,071	
Nivel de significación del estadístico de muestra				2%	
Número de permutaciones				999	
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global				21	
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nºpermutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
JP-JC	-0,004	43,1	1352078	999	430
JP-ALe	0,034	17,1	5200300	999	170
JP-ALr	0,118	3,4	1352078	999	33
JC-ALe	0,049	15,2	5200300	999	151
JC-ALr	0,236	0,4	1352078	999	3
ALe-ALr	0,044	17,7	2496144	999	176
ANOSIM 5					
Diferencias entre sitios. Densidad taxa de la fracción epifítica del epipelon					
Valores de todos los sitios y fechas.					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Bray-Curtis					
sin estandarización					
Transformación: raíz cuarta					
Análisis de una vía. Factor: sitio					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)				0,109	
Nivel de significación del estadístico de muestra				0,2%	
Número de permutaciones				999	
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global				1	
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nºpermutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
JP-JC	0,07	8,6	1352078	999	85
JP-ALe	0,03	22	5200300	999	219
JP-ALr	0,167	0,6	1352078	999	5
JC-ALe	0,085	4,6	5200300	999	45
JC-ALr	0,212	0,1	1352078	999	0
ALe-ALr	0,129	2,6	2496144	999	25
ANOSIM 6					
Diferencias entre sitios. Densidad taxa de la fracción epipélica					
Valores de todos los sitios y fechas.					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Bray-Curtis					
sin estandarización					
Transformación: raíz cuarta					
Análisis de una vía. Factor: sitio					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)				0,278	
Nivel de significación del estadístico de muestra				0,1%	
Número de permutaciones				999	
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global				0	
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nºpermutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
JP-JC	-0,008	47,9	1352078	999	478
JP-ALe	0,312	0,1	5200300	999	0
JP-ALr	0,415	0,2	1352078	999	1
JC-ALe	0,355	0,1	5200300	999	0
JC-ALr	0,514	0,2	1352078	999	1
ALe-ALr	0,091	6,5	2496144	999	64

Tabla 7 : (continuación)

ANOSIM 7	
Diferencias entre fases, densidad taxa de la fracción planctónica del epipelon	
Valores de todos los sitios. <i>Se excluyeron las muestras de octubre y noviembre</i>	
Análisis entre muestras	
Medida de similitud: Bray-Curtis	
sin estandarización	
Transformación: raíz cuarta	
Análisis de una vía. Factor: fase	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,402
Nivel de significación del estadístico de muestra	0,1%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	0
ANOSIM 8	
Diferencias entre fases, densidad taxa de la fracción epifítica del epipelon	
Valores de todos los sitios. <i>Se excluyeron las muestras de octubre y noviembre</i>	
Análisis entre muestras	
Medida de similitud: Bray-Curtis	
sin estandarización	
Transformación: raíz cuarta	
Análisis de una vía. Factor: fase	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,615
Nivel de significación del estadístico de muestra	0,1%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	0
ANOSIM 9	
Diferencias entre fases, densidad taxa de la fracción epipélica	
Valores de todos los sitios y todas las muestras.	
Análisis entre muestras	
Medida de similitud: Bray-Curtis	
sin estandarización	
Transformación: raíz cuarta	
Análisis de una vía. Factor: fase	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,055
Nivel de significación del estadístico de muestra	21,6%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	215
ANOSIM 10	
Diferencias entre fases, densidad taxa de la fracción epipélica	
Valores de todos los sitios. <i>Se excluyeron muestras de octubre y noviembre</i>	
Análisis entre muestras	
Medida de similitud: Bray-Curtis	
sin estandarización	
Transformación: raíz cuarta	
Análisis de una vía. Factor: fase	
Test global	
Estadístico de muestra (R global)	0,106
Nivel de significación del estadístico de muestra	8,1%
Número de permutaciones	999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global	80

Tabla 7 : (continuación)

ANOSIM 11					
Diferencias entre fases, densidad taxa de la fracción epipélica					
Valores de todos los sitios. <i>Se excluyeron muestras de julio</i>					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Bray-Curtis					
sin estandarización					
Transformación: raíz cuarta					
Análisis de una vía. Factor: fase					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)				-0,024	
Nivel de significación del estadístico de muestra				59,6%	
Número de permutaciones				999	
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global				595	
ANOSIM 12					
Diferencias entre período 1, 2 y 3. Densidad de la fracción planctónica del epipelon					
Valores de todos los sitios. <i>Se excluyeron las muestras de octubre, noviembre y junio</i>					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Bray-Curtis					
sin estandarización					
Transformación: raíz cuarta					
Análisis de una vía. Factor: períodos					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)				0,414	
Nivel de significación del estadístico de muestra				0,1%	
Número de permutaciones				999	
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global				0	
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nºpermutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
1 - 2	0,418	0,1	1352078	999	0
1- 3	0,69	0,1	1352078	999	0
2 - 3	0,105	3,3	1352078	999	32
ANOSIM 13					
Diferencias entre período 1, 2 y 3. Densidad de la fracción epifítica del epipelon					
Valores de todos los sitios. <i>Se excluyeron las muestras de octubre, noviembre y junio</i>					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Bray-Curtis					
sin estandarización					
Transformación: raíz cuarta					
Análisis de una vía. Factor: períodos					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)				0,304	
Nivel de significación del estadístico de muestra				0,1%	
Número de permutaciones				999	
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global				0	
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nºpermutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
1 - 2	0,354	0,1	1352078	999	0
1- 3	0,497	0,1	1352078	999	0
2 - 3	0,057	10,5	1352078	999	104

Tabla 8 : Correlaciones de Spearman (r_s)

Variables descriptoras del epipelon en conjunto, variables ambientales seleccionadas y scores de los ejes 1 y 2 del ACP de la Tabla 9

Variables	unidades	Densidad total ind/cm ²	Clorofila a activa µg/cm ²	Feopigmentos µg/cm ²	Biovolumen total µm ³ x10 ³ /cm ²	Riqueza específica núm spp.	Diversidad H' bits/ind
Transparencia	cm	-0,40	0,00	0,60	0,12	0,07	0,40
Conductividad	µS/cm	0,30	-0,03	-0,56	-0,16	-0,22	-0,52
Temperatura	°C	-0,09	0,33	0,52	0,01	-0,16	-0,01
Fósforo total agua	µg P/l	0,09	-0,10	-0,25	-0,30	-0,35	-0,41
Fósforo total en sedimentos	µg PT/g ps sed	-0,14	-0,27	-0,08	-0,11	-0,50	-0,41
Volumen ocupado x macrofitas	dcm ³	-0,10	0,09	0,51	0,09	-0,01	0,22
Clorofila a fitoplanctónica	µg/l	0,19	0,02	-0,24	-0,04	-0,20	-0,28
Scores ACP eje 1		-0,32	0,09	0,66	0,18	0,19	0,49
Scores ACP eje 2		0,04	0,17	0,25	-0,11	-0,26	-0,18

Tabla 9: Resultados Análisis de Componentes Principales (ACP)

Variables químicas y físicas del agua, PVI modificado y clorofila a fitoplanctónica			
Se analizaron 6 variables x 48 casos			
Tolerance of eigenanalysis set at 1E-7			
Datos estandarizados			
		Eje 1	Eje 2
Eigenvalores		2,74	1,42
Porcentaje		45,7	23,6
Porcentaje acumulado		45,7	69,3
PCA loadings			
	Transformación	Eje 1	Eje 2
Transparencia	no transformado	0,90	-0,24
Conductividad (Nivel 5 del perfil)	log(x+1)	-0,84	0,20
Temperatura (Nivel 5 del perfil)	no transformado	0,44	0,73
Fósforo total agua (Nivel 5 del perfil)	log(x+1)	-0,60	0,54
Volumen ocupado x macrofitas sumergidas	raíz cuadrada	0,51	0,70
Clorofila a activa fitoplanctónica	log(x+1)	-0,65	-0,06
PCA scores			
Fecha	Grupo	Eje 1	Eje 2
Jul	JP	-2,47	-1,23
Ago	JP	-2,66	-0,53
Sep	JP	-2,49	-0,90
Oct	JP	-0,34	1,35
Nov	JP	-1,08	0,42
Dic	JP	0,90	0,32
Ene	JP	0,55	0,80
Feb	JP	0,71	0,11
Mar	JP	1,92	-2,12
Abr	JP	0,60	-1,29
May	JP	0,99	-1,30
Jun	JP	2,04	-0,83
Jul	JC	-2,64	-0,81
Ago	JC	-3,08	0,05
Sep	JC	-2,70	-0,74
Oct	JC	-0,01	2,09
Nov	JC	-0,93	0,68
Dic	JC	0,74	1,34
Ene	JC	0,69	1,86
Feb	JC	0,55	0,55
Mar	JC	1,85	-1,89
Abr	JC	1,06	-1,57
May	JC	1,04	-1,07
Jun	JC	1,65	-0,55
Jul	ALe	-2,39	-0,86
Ago	ALe	-2,76	0,05
Sep	ALe	-2,28	-0,61
Oct	ALe	-0,11	0,82
Nov	ALe	-0,67	1,41
Dic	ALe	0,06	1,46
Ene	ALe	1,43	1,50
Feb	ALe	1,38	1,33
Mar	ALe	2,12	-1,57
Abr	ALe	1,15	-0,60
May	ALe	0,74	-0,85
Jun	ALe	1,66	-1,17
Jul	ALr	-2,71	-0,41
Ago	ALr	-2,23	-0,34
Sep	ALr	-1,82	-0,80
Oct	ALr	0,11	1,49
Nov	ALr	-0,52	2,24
Dic	ALr	1,34	1,18
Ene	ALr	1,39	2,20
Feb	ALr	0,55	1,50
Mar	ALr	1,85	-0,94
Abr	ALr	1,79	-0,66
May	ALr	1,43	-0,20
Jun	ALr	1,59	-0,90

Tabla 10: Resultados Análisis de la Varianza de dos vías con repeticiones
Densidades de las fracciones epipélica y fitoplanctónica
 Diseño: 2 factores (sitio y origen) con 4 y 2 niveles cada uno

Análisis de dos vías					
	S.C.	g.l.	MC	F	p
Sitio	0,366	3	0,122	1,12	0,3519
Error	4,794	44	0,109		
Origen	0,353	1	0,353	18,20	0,0001
Origen x sitio	1,085	3	0,362	18,66	0,0000
Error	0,853	44	0,019		
Análisis univariado con repeticiones					
Densidad de la fracción epipélica					
	g.l.	SC	MC	F	p
Intercept	1	1903,7	1903,707	36413,81	0,0000
Sitio	3	1,2	0,385	7,37	0,0004
Error	44	2,3	0,052		
Total	47	3,5			
Densidad de la fracción planctónica					
	g.l.	SC	MC	F	p
Intercept	1	1977,7	1977,718	26002,60	0,0000
Sitio	3	0,3	0,098	1,29	0,2895
Error	44	3,3	0,076		
Total	47	3,6			

Medias cuadráticas mínimas: efecto origen x sitio
 Barras verticales delimitan intervalos de confianza del 95%

Sitio	Fracción epipélica (MCM)	Fracción planctónica (MCM)
JP	6,25	6,48
JC	6,08	6,45
ALe	6,38	6,45
ALr	6,48	6,28

Tabla 11: Resultados ANOVA no paramétrico de Friedman
Densidad de la fracción epifítica
 ANOVA Chi Sqr. (N = 12, df = 2) = **24,0 p < ,00001**

	Promedio	Suma de rangos	Media	Desvío estándar
JP	2,83	34	474991	274363
JC	1,83	22	375675	255296
ALe	2,00	24	373653	208127
ALr	3,33	40	888770	642201

Tabla 12 : Correlaciones de Spearman (r_s)

Densidad y Biovolumen total de las fracciones del epipelon, variables ambientales seleccionadas y scores de los ejes 1 y 2 del ACP de la Tabla 9

Variables	unidades	Densidad fracción planctónica ind./cm ²	Densidad fracción epifítica ind./cm ²	Densidad fracción epipélica ind./cm ²	Biovolumen fracción planctónica µm ³ /cm ²	Biovolumen fracción epifítica µm ³ /cm ²	Biovolumen fracción epipélica µm ³ /cm ²
Transparencia	cm	-0,55	0,41	-0,28	-0,50	0,17	-0,04
Conductividad (Nivel 5 del perfil)	µS/cm	0,59	-0,53	0,11	0,61	-0,34	0,00
Temperatura (Nivel 5 del perfil)	°C	-0,22	0,51	-0,05	-0,19	0,31	-0,02
Fósforo total agua (Nivel 5 del perfil)	µg P/l	0,33	-0,33	-0,07	0,15	-0,16	0,07
Fósforo total en sedimentos	µg P/g ps sed	0,25	-0,38	-0,42	0,16	-0,33	0,13
Volumen ocupado x macrófitas	dcm ³	-0,32	0,58	-0,04	-0,37	0,48	-0,08
Clorofila a fitoplanctónica	µg/l	0,33	-0,36	0,00	0,28	-0,31	-0,04
Scores ACP eje 1		-0,57	0,50	-0,10	-0,48	0,33	-0,05
Scores ACP eje 2		0,25	0,07	0,00	-0,03	0,25	-0,03

Tabla 13: Resultados Análisis SIMPER

Agrupamiento de especies según las fases contrastantes

Variables: densidad de especies de las fracciones planctónica y epifítica en el epipelon

pg. 1 de 1

FRACCION PLANCTONICA

Porcentajes de similitud - contribución de las especies

Datos de densidad de especies

Sin estandarización

Transformación: Raíz cuarta

Porcentaje de corte para contribuciones menores:90%

Factor: Fase

Fase Turbia

Similitud promedio: 82,2

Especies	Densidad promedio	Similitud promedio	Similitud SD	% contribuc.	% acumulado
PLM	1.539.834	17,65	8,36	21,48	30,6
APH	2.048.688	16,14	3,22	19,64	47,17
OOP	482.154	11,49	5,41	13,98	61,22
PMI	270.268	11,05	7,65	13,45	74,23
TEM	254.203	10,18	5,48	12,39	81,37
MSU	83.068	6,85	2,11	8,34	87,26
SCQ	24.060	5,15	2,07	6,27	87,26

Fase Clara

Similitud promedio: 78,60

Especies	Densidad promedio	Similitud promedio	Similitud SD	% contribuc.	% acumulado
PLM	1.107.449	20,48	9,34	26,06	26,06
TEM	463.660	14,62	6,26	18,6	44,66
APH	357.387	11,6	2,53	14,75	59,41
PMI	175.042	10,99	3,22	13,99	73,4
OOP	64.732	7,92	2,26	10,07	83,47
PEB	37.301	6,12	1,79	7,79	91,26

Fases turbia y clara

Disimilitud promedio = 27,13

Especies	Fase turbia	Fase clara	Disimilitud promedio	Disimilitud SD	% contribuc.	% acumulado
APH	2.048.688	357.387	5,14	1,87	18,95	18,95
MSU	83.068	1.123	4,5	2,57	16,59	35,54
OOP	482.154	64.732	3,36	1,53	12,4	47,94
CMU	20.668	25.237	2,42	1,15	8,93	56,87
PEB	13.415	37.301	2,39	1,32	8,82	65,69
SCQ	24.060	51.990	2,18	1,16	8,04	73,73
TEM	254.203	463.660	2,05	1,08	7,57	81,3
PLM	1.539.834	1.107.449	1,88	1,25	6,95	88,25
PMI	270.268	175.042	1,81	1,15	6,67	94,92

Abreviaturas:

AMC	<i>Amphora copulata</i>
AMV	<i>Amphora veneta</i>
APH	<i>Aphanocapsa holsatica</i>
CGG	<i>Complejo G.gracile-G. parvulum</i>
CMU	<i>Chaetoceros muelleri</i>
COS	<i>Cosmarium sociale</i>
CYM	<i>Cyclotella meneghiniana</i>
EPA	<i>Epithemia adnata</i>
UU1	<i>Ulnaria ulna</i> var. <i>ulna</i> fo. 1
UU2	<i>Ulnaria ulna</i> var. <i>ulna</i> fo. 2
ULA	<i>Ulnaria acus</i>
GOS	<i>Goniochloris smithii</i>
HIH	<i>Hippodonta hungarica</i>
MAE	<i>Mastogloia elliptica</i> var. <i>elliptica</i>
MSU	<i>Monoraphidium subclavatum</i>
NAP	<i>Navicella pusilla</i>
NIA	<i>Nitzschia amphibia</i>

NPU	<i>Nostoc punctiforme</i>
OOP	<i>Oocystella parva</i>
PEB	<i>Pediastrum boryanum</i>
PMI	<i>Planktolyngbya microspira</i>
PLM	<i>Planktolyngbya minor</i>
RHG	<i>Rhopalodia gibba</i>
RHO	<i>Rhopalodia operculata</i>
SCQ	<i>Scenedesmus quadricauda</i>
TEM	<i>Tetraedron minimum</i>
NIP	<i>Nitzschia</i> aff. <i>paleaceae</i>
NIS	<i>Nitzschia sigmaidea</i>

FRACCION EPIFITICA

Porcentajes de similitud - contribución de las especies

Datos de densidad especies

Sin estandarización

Transformación: Raíz cuarta

Porcentaje de corte para contribuciones menores:90%

Factor: Fase

Fase Turbia

Similitud promedio: 57,6

Especies	Densidad promedio	Similitud promedio	Similitud SD	% contribuc.	% acumulado
MAE	30.864	10,25	3,73	17,79	17,79
COS	25.421	8,71	2,07	15,11	32,9
RHO	8.590	6,02	1,99	10,44	43,34
HIH	15.530	5,93	1,36	10,28	53,62
CGG	11.917	5,73	1,35	9,93	63,55
NIA	14.700	4,52	1,04	7,85	71,4
CYM	9.531	3,66	0,83	6,34	77,74
AMC	11.462	3,53	0,83	6,13	83,87
RHG	6.330	2,27	0,65	3,94	87,81
NPU	5.816	1,67	0,53	2,89	90,7

Fase Clara

Similitud promedio: 69,15

Especies	Densidad promedio	Similitud promedio	Similitud SD	% contribuc.	% acumulado
CYM	178.112	9,26	7,45	13,4	13,4
NIA	112.035	7,81	6,93	11,3	24,7
MAE	35.455	5,71	2,36	8,25	32,95
RHG	24.120	4,94	2,31	7,14	40,09
RHO	14.639	4,89	2,92	7,07	47,16
AMV	54.662	4,57	1,38	6,62	53,78
HIH	39.854	4,42	1,38	6,39	60,17
AMC	25.335	4,01	1,34	5,8	65,97
COS	28.438	3,77	1,15	5,45	71,42
EPA	13.881	3,53	1,32	5,11	76,5
CGG	30.919	3,46	1,08	5	81,53
ULA	19.711	3,44	1,31	4,97	86,5
NIP	30.224	2,99	0,98	4,32	90,82

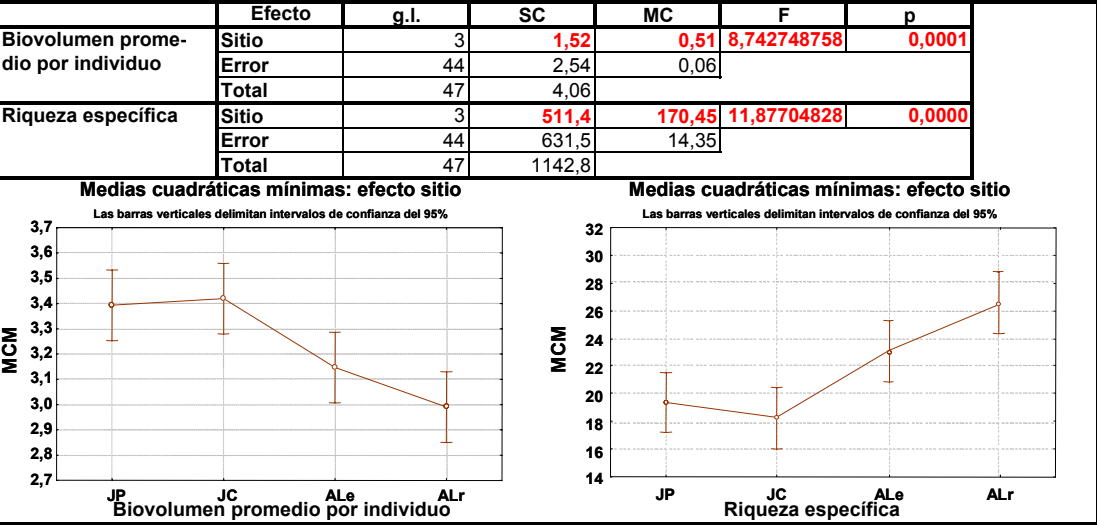
Fases turbia y clara

Disimilitud promedio = 45,02

Especies	Fase turbia	Fase clara	Disimilitud promedio	Disimilitud SD	% contribuc.	% acumulado
CYM	9.530	178.112	4,15	1,77	9,23	9,23
ULA	0	19.711	3,13	1,78	6,95	16,18
AMV	7.553	54.662	3,13	1,52	6,95	23,13
NIA	14.700	112.035	2,98	1,32	6,61	29,74
NIP	2.738	30.224	2,82	1,31	6,26	36
UU1	3.642	15.280	2,59	1,44	5,76	41,76
RHG	6.330	24.120	2,32	1,28	5,15	46,91
EPA	3.240	13.881	2,19	1,23	4,87	51,78
AMC	11.462	25.335	2,19	1,15	4,87	56,65
HIH	15.530	39.854	2,07	1,21	4,6	61,25
CGG	11.917	30.919	2,06	1,11	4,57	65,82
COS	25.421	28.438	1,82	1,04	4,05	69,87
UU2	869	12.454	1,82	0,99	4,04	73,91
NPU	5.816	4.531	1,79	1,06	3,97	77,88
NIS	4.752	4.926	1,75	0,99	3,89	81,77
NAP	2.342	5.465	1,42	0,73	3,16	84,93
GOS	3.527	1.994	1,37	0,89	3,05	87,98
MAE	30.864	35.455	1,15	0,93	2,55	90,53

Tabla 14: Resultados Análisis de la varianza de una vía
 Biovolumen promedio por individuo y riqueza específica de la fracción epipélica

a) Análisis univariado



b) Tests post-hoc

Variable	Test post-hoc	Sitios	JP	JC	ALe	ALr
Biovolumen promedio por individuo	LSD Fisher	JP	***	0,788	0,016	0,000
		JC	0,788	***	0,008	0,000
		ALe	0,016	0,008	***	0,117
		ALr	0,000	0,000	0,117	***
	Bonferroni	JP	***	1,000	0,125	0,000
		JC	1,000	***	0,049	0,000
		ALe	0,097	0,019	***	0,705
		ALr	0,001	0,000	0,705	***
	Tukey	JP	***	1,000	0,097	0,001
		JC	0,993	***	0,039	0,001
		ALe	0,074	0,049	***	0,391
		ALr	0,001	0,000	0,391	***
Riqueza de especies fracción epi-pélica	LSD Fisher	JP	***	0,471	0,021	0,000
		JC	0,471	***	0,003	0,000
		ALe	0,021	0,003	***	0,030
		ALr	0,000	0,000	0,030	***
	Bonferroni	JP	***	1,000	0,125	0,000
		JC	1,000	***	0,019	0,000
		ALe	0,125	0,019	***	0,183
		ALr	0,000	0,000	0,183	***
	Tukey	JP	***	0,886	0,092	0,000
		JC	0,886	***	0,016	0,000
		ALe	0,092	0,016	***	0,130
		ALr	0,000	0,000	0,130	***

Tabla 15: Biovolumen de especies de la fracción epipélica

Biovolumen especies ($\mu\text{m}^3 \times 10^8/\text{cm}^2$), **Biovolumen total** ($\mu\text{m}^3 \times 10^8/\text{cm}^2$) en todos los sitios y fechas

(Las especies incluidas aportaron 10% o más del biovolumen total en por lo menos una fecha o sitio)

pg. 1 de 2

Especie	JP											
	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Coelosphaerium punctiferum</i>	3,46	1,94	0,43	0,21	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,32	0,70	0,00
<i>Jaaginema metaphyticum</i>	1,18	0,71	0,25	0,26	0,26	0,28	0,16	6,73	3,97	4,67	0,42	1,26
<i>Oscillatoria janus</i>	3,37	2,53	1,68	0,86	0,04	2,14	0,00	0,00	0,00	0,25	0,08	0,00
<i>Phormidium chalybeum</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,46	0,00	2,22	0,56	0,28	0,00	0,00
<i>Oscillatoria aff. putrida</i>	0,38	0,55	0,72	0,38	0,04	1,16	0,22	0,00	0,00	0,36	0,33	0,13
<i>Fragilaria aff. construens f. subsalina</i>	0,00	0,38	0,76	0,65	0,54	4,34	1,37	0,38	0,00	0,73	0,39	0,00
<i>Navicula peregrina</i>	0,00	0,00	0,00	1,94	3,87	3,78	0,93	4,78	2,39	1,14	0,79	2,61
<i>Navicula veneta</i>	2,43	2,12	1,80	1,71	1,61	3,12	0,46	2,65	0,91	3,37	0,92	1,02
<i>Anomoeneis sphaerophora f. costata</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,76	0,00	0,90	0,00	0,00
<i>Nitzschia tryblionella</i>	0,00	0,99	1,98	0,99	0,00	3,16	0,00	4,87	2,23	1,68	0,00	0,00
<i>Pinnularia aff. viridoides</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	8,40	2,38	0,00	2,02	2,47	27,12	0,00
<i>Plagiotropis lepidoptera</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Rhopalodia aff. rupestris</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	9,93	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Campilodiscus clypeus</i>	38,45	19,22	0,00	23,11	46,22	13,96	27,24	11,09	7,66	18,82	22,99	6,12
<i>Surirella striatula</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	12,95	0,00	10,75	30,00	3,96	15,85	35,38
<i>Surirella ovalis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,58	0,00	0,00
Biovolumen fracción epipélica	57,73	35,27	12,82	33,82	54,81	59,90	34,67	56,88	51,90	43,65	72,99	49,56
Especie	JC											
	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Coelosphaerium punctiferum</i>	1,50	1,12	0,37	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Jaaginema metaphyticum</i>	5,30	4,27	2,20	1,17	0,25	0,56	1,08	0,89	0,83	0,60	1,13	0,51
<i>Oscillatoria janus</i>	0,98	0,74	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,34	0,00	0,17	0,31
<i>Phormidium chalybeum</i>	0,83	0,62	0,21	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,90	0,00	0,00	0,00
<i>Oscillatoria aff. putrida</i>	0,59	0,88	1,46	1,75	0,93	0,71	0,70	0,55	0,76	0,70	0,38	0,31
<i>Fragilaria aff. construens f. subsalina</i>	0,00	0,11	0,32	0,43	0,00	0,33	0,10	0,05	0,00	0,50	0,00	0,00
<i>Navicula peregrina</i>	0,00	0,74	2,21	2,94	2,79	0,00	0,00	0,00	1,96	0,33	1,00	0,95
<i>Navicula veneta</i>	3,43	2,80	1,54	0,91	2,00	1,58	1,84	0,51	0,39	1,16	1,11	2,03
<i>Anomoeneis sphaerophora f. costata</i>	5,30	4,81	3,85	3,36	0,00	0,92	4,58	0,00	0,00	3,94	0,00	0,00
<i>Nitzschia tryblionella</i>	0,00	0,26	0,78	1,04	0,46	0,57	0,00	1,24	2,69	1,85	0,00	1,33
<i>Pinnularia aff. viridoides</i>	0,00	1,68	5,04	6,73	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,10	0,85	3,95
<i>Plagiotropis lepidoptera</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	7,50	0,00	0,00
<i>Rhopalodia aff. rupestris</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Campilodiscus clypeus</i>	11,36	8,52	2,84	0,00	0,00	0,00	17,66	19,05	0,00	19,20	5,13	0,00
<i>Surirella striatula</i>	0,00	5,53	16,60	22,13	25,34	2,05	54,91	8,77	12,74	6,37	2,62	20,28
<i>Surirella ovalis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Biovolumen fracción epipélica	32,304	34,719	39,548	41,963	33,657	7,609	83,007	34,562	21,371	47,486	16,227	35,544

Tabla 15: (continuación)

Especie	ALe											
	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Coelosphaerium punctiferum</i>	3,31	2,46	1,61	0,81	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00
<i>Jaaginema metaphyticum</i>	9,63	5,23	0,83	0,96	1,08	0,85	0,76	7,09	2,08	4,15	3,73	1,48
<i>Oscillatoria janus</i>	7,53	3,76	0,00	0,00	0,00	0,71	0,21	1,66	0,37	1,37	1,66	0,35
<i>Phormidium chalybeum</i>	41,01	29,51	18,02	9,01	0,00	2,52	0,00	1,45	0,84	0,31	2,10	0,00
<i>Oscillatoria</i> aff. <i>putrida</i>	0,67	1,66	2,66	1,46	0,27	0,71	0,83	1,11	0,19	0,33	1,22	0,85
<i>Fragilaria</i> aff. <i>construens</i> f. <i>subsalina</i>	0,78	0,71	0,64	0,89	1,14	0,27	0,08	1,63	0,36	0,57	0,60	0,61
<i>Navicula peregrina</i>	3,20	2,19	1,17	1,51	1,85	1,67	3,46	1,12	0,00	1,67	2,82	3,46
<i>Navicula veneta</i>	6,12	4,20	2,28	1,33	0,38	2,36	0,63	1,12	0,67	0,95	0,81	0,82
<i>Anomoeneis sphaerophora</i> f. <i>costata</i>	2,74	1,37	0,00	5,82	11,64	0,87	4,70	0,00	0,00	7,00	0,00	3,65
<i>Nitzschia tryblionella</i>	4,51	2,26	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,89	0,00	2,23	0,00	0,00
<i>Pinnularia</i> aff. <i>viridoides</i>	0,00	0,00	0,00	0,79	1,58	9,74	0,00	0,00	1,73	6,34	3,10	0,00
<i>Plagiotropis lepidoptera</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,72	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Rhopalodia</i> aff. <i>rupestris</i>	1,74	0,87	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,49	0,00	0,00
<i>Campilodiscus clypeus</i>	11,63	5,82	0,00	0,00	0,00	4,38	20,12	11,50	6,57	11,50	2,94	14,37
<i>Surirella striatula</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	7,50
<i>Surirella ovalis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Biovolumen fracción epipélica	99,161	64,816	30,471	26,321	22,172	27,617	33,984	35,938	15,942	45,833	21,906	37,830
Especie	ALr											
	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
<i>Coelosphaerium punctiferum</i>	0,00	2,86	0,73	0,37	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Jaaginema metaphyticum</i>	0,81	1,74	0,81	2,80	4,79	7,73	5,92	5,77	2,97	3,96	2,05	1,85
<i>Oscillatoria janus</i>	0,24	0,27	0,04	1,47	2,89	1,18	0,68	0,32	0,18	0,54	0,00	0,05
<i>Phormidium chalybeum</i>	0,00	0,67	0,47	0,24	0,00	0,00	0,96	0,00	0,49	0,00	0,13	0,00
<i>Oscillatoria</i> aff. <i>putrida</i>	0,02	0,59	0,57	2,28	3,99	6,93	1,90	1,26	0,73	1,01	0,69	1,15
<i>Fragilaria</i> aff. <i>construens</i> f. <i>subsalina</i>	0,29	0,73	0,62	4,44	8,26	5,87	1,56	1,82	2,25	3,49	7,22	4,23
<i>Navicula peregrina</i>	0,12	0,88	0,00	3,22	6,44	0,00	0,45	0,25	2,08	0,97	1,94	0,71
<i>Navicula veneta</i>	2,31	1,73	1,57	2,44	3,31	2,24	1,18	1,08	6,54	1,27	2,33	2,33
<i>Anomoeneis sphaerophora</i> f. <i>costata</i>	1,08	2,35	2,48	1,24	0,00	0,00	0,00	1,87	2,39	6,30	6,29	0,18
<i>Nitzschia tryblionella</i>	0,00	1,45	0,94	0,93	0,93	0,90	0,00	0,00	1,47	2,28	1,74	0,00
<i>Pinnularia</i> aff. <i>viridoides</i>	0,00	0,00	1,69	0,85	0,00	0,00	0,00	0,00	0,90	0,00	0,90	0,00
<i>Plagiotropis lepidoptera</i>	0,00	0,00	25,80	15,76	5,72	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Rhopalodia</i> aff. <i>rupestris</i>	0,66	0,00	1,20	1,11	1,02	0,00	0,00	1,60	0,00	4,86	1,50	1,32
<i>Campilodiscus clypeus</i>	1,16	0,00	0,00	21,01	42,02	0,00	0,00	0,00	3,42	2,74	3,42	0,00
<i>Surirella striatula</i>	1,20	3,47	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	10,33	0,00	1,77	3,11
<i>Surirella ovalis</i>	0,00	2,58	0,63	0,31	0,00	0,94	2,97	0,00	0,52	0,00	2,71	0,46
Biovolumen fracción epipélica	9,327	23,338	41,547	61,719	81,892	30,207	19,736	17,893	41,484	32,499	36,440	22,070

**>Las taxocenosis algales y el modelo de Goldsborough
& Robinson.**

Tabla 1: Biomasa algal por área de laguna

Concentración de clorofila a activa por área lagunar de cada una de las taxocenosis algales en cada sitio y concentración total (mg/m²), valores promedio y desvío estándar

La concentración total fue estimada como la suma de las producciones fitoplanctónica, epifítica y epipélica (tomando en cuenta todas las fracciones en esta taxocenosis)

En el caso del epipelon se detallan además los valores ponderados por el biovolumen de la fracción epipélica propiamente dicha.

	JP												Promedio	Desvío estándar
	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun		
Fitoplancton	57	156	87	33	130	36	52	27	61	80	64	13	66	42
Epifiton	1	1	1	100	7	18	123	36	9	13	8	138	38	51
Epipelon total	104	124	144	120	96	142	60	119	83	129	90	74	107	27
Fracción epipélica	30	32	25	55	71	85	29	60	54	56	68	52	51	19
Biomasa algal total	161	281	232	253	233	196	235	182	153	221	162	224	211	40
	JC												Promedio	Desvío estándar
	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun		
Fitoplancton	65	102	142	17	97	58	49	53	61	43	62	30	65	34
Epifiton	1	1	2	75	38	77	179	175	3	27	30	66	56	63
Epipelon total	49	62	46	38	122	57	69	64	84	76	84	84	69	23
Fracción epipélica	6	10	16	23	69	25	40	35	38	41	36	35	31	17
Biomasa algal total	115	164	190	130	257	192	297	291	148	145	176	180	191	60
	ALe												Promedio	Desvío estándar
	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun		
Fitoplancton	65	143	102	9	120	120	37	29	56	44	54	17	66	44
Epifiton	1	0	0	3	31	23	183	137	12	55	17	129	49	64
Epipelon total	126	115	103	111	118	159	92	134	95	146	97	114	118	21
Fracción epipélica	68	48	25	32	45	65	54	40	29	97	26	56	49	21
Biomasa algal total	192	258	204	123	270	302	312	300	163	245	167	259	233	62
	ALr												Promedio	Desvío estándar
	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun		
Fitoplancton	21	40	37	8	87	19	10	26	40	6	25	16	28	22
Epifiton	0	0	0	46	103	211	296	183	58	4	253	918	173	258
Epipelon total	61	86	126	124	123	188	252	109	155	115	85	30	121	58
Fracción epipélica	49	22	31	42	78	50	39	23	62	66	44	12	43	20
Biomasa algal total	82	126	163	179	313	418	558	317	253	125	364	964	322	246

Tabla 2: Resultados de Test H de Kraskal Wallis
Diferencias entre los cuatro sitios de muestreo

Biomasa algal total	H	gl	N	p
	3,98	3	48	0,26
	Sitio	N	Suma de rangos	
	JP	12	276	
	JC	12	223	
	ALe	12	334	
	ALr	12	343	

Tabla 3: Resultados de Análisis de Similitudes (ANOSIM)

ANOSIM 1					
Diferencias entre sitios: biomasa de las diferentes taxocenosis					
Valores de todos los sitios y fechas					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna					
Análisis de una vía. Factor: sitio.					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,059
Nivel de significación del estadístico de muestra					7%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					66
Test pareados	Estadístico R	Significación nivel %	Nº permutaciones posibles	Nº permutaciones efectuadas	Nº de R>o= al observado
JP-JC	0,035	23,9	1352078	999	238
JP-ALe	0,065	95,8	5200300	999	957
JP-ALr	0,146	4,5	1352078	999	44
JC-ALe	0,015	30,6	5200300	999	305
JC-ALr	0,104	6,5	1352078	999	64
ALe-ALr	0,124	6,5	2496144	999	64
ANOSIM 2					
Diferencias entre fases: biomasa de las diferentes taxocenosis					
Valores de todos los sitios. <i>Se excluyeron las muestras de octubre y noviembre de todos los sitios</i>					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna					
Análisis de una vía. Factor: fase					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,40
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0
ANOSIM 3					
Diferencias entre fases: biomasa de las taxocenosis fitoplanctónica y epifítica					
Valores de todos los sitios. <i>Se excluyeron las muestras de octubre y noviembre de todos los sitios</i>					
Análisis entre muestras					
Medida de similitud: Distancia euclidiana normalizada					
Con estandarización					
Transformación: ninguna					
Análisis de una vía. Factor: fase					
Test global					
Estadístico de muestra (R global)					0,47
Nivel de significación del estadístico de muestra					0,1%
Número de permutaciones					999
Número de estadísticos permutados mayores que o iguales al R global					0

Tabla 4: Análisis de la varianza de una vía
Concentración de clorofila *a* activa por área lacunar (mg/m²).

a) Análisis univariado

	Efecto	g.l.	SC	MC	F	p
Biomasa fitoplanctónica	Sitio	3	1,31	0,44	4,85	0,0053
	Error	44	3,95	0,09		
	Total	47	5,26			
Biomasa epifítica	Sitio	3	1,1	0,36	0,506405387	0,6799
	Error	44	31,3	0,71		
	Total	47	32,4			
Biomasa epipélica (propiamen- te dicha)	Sitio	75	1,52	966,70	2,62	0,0623
	Error	97	2,54	368,58		
	Total	119	19.118			

b) Tests post-hoc

Variable	Test post-hoc	Sitios	JP	JC	ALe	ALr
Biomasa fitoplanctónica	LSD Fisher	JP	***	0,872	0,835	0,003
		JC	0,872	***	0,712	0,002
		ALe	0,835	0,712	***	0,006
		ALr	0,003	0,002	0,006	***
	Bonferroni	JP	***	1,0	1,0	0,019
		JC	1,0	***	1,0	0,012
		ALe	1,0	1,0	***	0,034
		ALr	0,019	0,012	0,034	***
	Tukey	JP	***	0,999	0,997	0,016
		JC	0,999	***	0,982	0,011
		ALe	0,997	0,982	***	0,028
		ALr	0,016	0,011	0,028	***